

Untersuchungen an den Ästheten dreier Polyplacophoren – Arten

Franz Peter Fischer

1978

Untersuchungen an den Ästheten
dreier Polyplacophoren - Arten

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Franz Peter Fischer
aus Moosburg
München, September 1978



1. Berichterstatter: Prof. Dr. M. Renner
2. Berichterstatter: Dr. G. Kolb

Tag der mündlichen Prüfung: 21. Dezember 1978

INHALTSVERZEICHNIS

A	EINLEITUNG	1
B	MATERIAL UND METHODE	5
1.	Material	5
2.	REM - Untersuchungen	5
3.	Histologische Untersuchungen	6
3.1.	Konventionelle lichtmikroskopische Methoden	6
3.2.	Semidünnschnitte und Elektronenmikroskopie	7
3.3.	Adaptationen	8
C	ERGEBNISSE	10
I.	Die Schalenoberfläche	10
1.	Die Grobmorphologie	10
2.	Die Verteilung der Ästheten	15
3.	Die Oberfläche unbehandelter Schalenplatten	20
3.1.	Die Verteilung von Organismen und Detritus	20
3.2.	Das Hohlraumssystem zwischen den Tegmental- höckern von <u>Acanthochiton fascicularis</u>	20
3.3.	Die Ästhetenkappen	21
II.	Die Ästheten	22
1.	Allgemeiner Aufbau	22
2.	Die Ästheten von <u>Chiton olivaceus</u>	26
2.1.	Die Grobmorphologie	26
2.2.	Die Feinstruktur	31
2.2.1.	Die Hauptkappe	31
2.2.2.	Die Sekretzellen	32
2.2.3.	Die Sekretbildungszellen	35
2.2.4.	Die Zentralzellen	36
2.2.5.	Die Sehzellen	38
2.2.6.	Die Lateralzellen	40
2.2.7.	Die Wandzellen	42
2.2.8.	Die Mikrästheten	42
2.2.9.	Die Strukturen im proximalen Teil des Ästheten	44

3. Die Ästheten von <u>Lepidopleurus cajetanus</u>	48
3.1. Die Grobmorphologie	48
3.2. Die Feinstruktur	50
3.2.1. Die Hauptkappe	50
3.2.2. Die Sekretzellen	52
3.2.3. Die Zentralzellen	54
3.2.4. Die Sehzellen	54
3.2.5. Die Wandzellen	56
3.2.6. Die Mikrästheten	57
3.2.7. Strukturen im proximalen Abschnitt des Ästheten	58
4. Die Ästheten von <u>Acanthochiton fascicularis</u>	59
4a. Die Ästheten des medianen Traktes	59
4a.1. Die Grobmorphologie	59
4a.2. Die Feinstruktur	60
4a.2.1. Die Hauptkappe	60
4a.2.2. Die Sekretzellen	61
4a.2.3. Die Zentralzellen	64
4a.2.4. Die Sehzellen	64
4a.2.5. Die Wandzellen	66
4a.2.6. Die Mikrästheten	67
4a.2.7. Die Strukturen im proximalen Ästhetenbereich	68
4b. Die Ästheten der lateralen Bezirke	69
4b.1. Die Grobmorphologie	69
4b.2. Die Feinstruktur	71
4b.2.1. Die Hauptkappe	71
4b.2.2. Die Sekretzellen	73
4b.2.3. Die Zentralzellen	73
4b.2.4. Die Lamellenzellen	73
4b.2.5. Die Wandzellen	76
4b.2.6. Die Mikrästheten	76
4b.2.7. Der Faserstrang	77
5. Die Beziehungen zwischen den Sekretzellentypen	78
5.1. Vorbemerkungen	78
5.2. Der Ablauf bei <u>Chiton olivaceus</u>	79
5.3. Der Ablauf bei <u>Lepidopleurus cajetanus</u>	82
5.4. Der Ablauf bei <u>Acanthochiton fascicularis</u>	82

6. Adaptationsversuche (<u>Chiton olivaceus</u>)	83
6.1. Dunkeladaptation	83
6.2. Trockenliegende Tiere	85
D DISKUSSION	86
1. Die Lage der Ästheten zur Umwelt	87
2. Die Hauptkappe	87
3. Die Sekretzellen	88
3.1. Die Sekretzellentypen	88
3.2. Die Aufgabe der Sekretzellen	90
4. Die Zentralzellen	93
5. Die Mikrästheten	94
6. Die Ästheten als Lichtsinnesorgane	95
6.1. Die Sehzellen	96
6.2. Die Lamellenzellen	98
6.3. Zur Evolution von Photorezeptoren	99
6.3.1. Vermutungen über die Beziehungen zwischen rhabdomeren und ciliären Photorezeptoren	99
6.3.2. Versuch einer Rekonstruktion der Evolution von Schalenäugen	102
E ZUSAMMENFASSUNG	107
F LITERATURVERZEICHNIS	110



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A EINLEITUNG

Die genaue Funktion nicht weniger Sinnesorgane von Wirbellosen ist strittig; fast immer kann man jedoch den Kreis der möglichen Aufgaben einengen, von der Struktur auf die Funktion schließen. Auf die Ästheten der Polyplacophoren die in großer Anzahl die obere Schicht (das Tegmentum) der Schalenplatten der Käferschnecken durchsetzen, trifft das nur in beschränktem Maße zu.

Die Ästheten wurden 1869 von MARSHALL entdeckt und von MOSELEY 1885 erstmals genauer beschrieben. Seitdem erschienen mehrere lichtmikroskopische Arbeiten über ihre Struktur (BLUMRICH 1891, PLATE 1898, 1902, NOWIKOFF 1907, VON KNORRE 1925). In jüngerer Zeit wurden auch die Ästheten verschiedener Arten elektronenmikroskopisch bearbeitet (OMELICH 1967, HAAS 1972, BOYLE 1974, HAAS und KRIESTEN 1975, 1978). Die weitaus am besten untersuchte Art ist Lepidochitona cinereus L. (VON KNORRE 1925, BOYLE 1974, HAAS und KRIESTEN 1975, 1978).

Die Ästheten bestehen aus einem zentralen Teil (dem Megalästhet), der an der Schalenoberfläche die sogenannte Hauptkappe ausbildet, und aus seitlich von ihm abzweigenden Nebenästen (den Mikrästheten), die distal, an der Oberseite der Schale, jeweils eine Nebenkappe abscheiden. Jeder Ästhet besteht aus einer Anzahl unterschiedlicher Zellen.

Die Schalenaugen der Polyplacophoren, die neben den Ästheten in mehreren Formen vorkommen können, sind nach übereinstimmender Meinung aus Ästheten entstanden. Entdeckt wurden sie von MOSELEY (1884). Inzwischen sind bei etwa zwanzig Arten solche Augen gefunden worden (NOWIKOFF 1907, 1909, HAAS 1972, und andere, eine Übersicht gibt FISCHER, 1975). Es sind zwei Hauptformen von Schalenaugen bekannt, die sogenannten extrapigmentären und die intrapigmentären Augen.

Extrapigmentäre Augen sind relativ hoch entwickelte Linsen-
augen; über einer gut ausgebildeten Retina formt das
Tegmentum eine Kalklinse (HAAS 1972); das Pigment liegt
außerhalb der Zellen im Tegmentum. Ihre Struktur ist bei
mehreren Arten lichtmikroskopisch (PLATE 1898, NOWIKOFF 1907)
und bei einer Art, Onithochiton neglectus, Rochbrune
elektronenmikroskopisch (BOYLE 1969) untersucht worden.

Intrapigmentäre Augen sind weit weniger hoch differenziert.
Sie liegen den Ästheten seitlich an. Nach NOWIKOFF (1909),
der diesen Augentyp beschrieben hat, gibt es zwei Formen,
die Augen der Gattung Chiton einerseits und die der Gattung
Callochiton andererseits. Bei beiden Typen formt das Tegmen-
tum eine kleine Linse; die Lichtsinneszellen werden von einer
becherförmig angeordneten Schicht von Pigmentzellen umgeben.
Seit kurzem liegt eine elektronenmikroskopische Arbeit über
die intrapigmentären Augen von Chiton marmoratus vor (HAAS
und KRIESTEN 1978).

Einen Überblick über die Rückensinnesorgane der Polyplaco-
phoren findet man bei HOFFMANN (1930), FISCHER - PIETTE
und FRANC (1960), HYMAN (1967) und FISCHER (1975).

Die Polyplacophoren sind eine relativ primitiv gebaute
Molluskengruppe. Sie haben z.B., im Gegensatz zu den
Conchiferen, Markstränge ohne eigentliche Ganglien. Die acht
dorsal gelegenen Schalenplatten überlappen sich in der Regel
und sind gegeneinander beweglich. Sie werden seitlich vom
Mantel umgeben, der eine Kutikula besitzt, in die aus Kalk
oder Sklerotin bestehende Stacheln, Borsten oder Schuppen
eingelagert sind.

Die Käferschnecken sind überwiegend Tiere der felsigen Littoral-
zone. Die meisten Arten sind nachtaktiv; tagsüber sitzen sie
fest angepreßt an der Schattenseite von Steinen, nachts
weiden sie von deren Oberfläche inkrustierte Algen ab.
Fast alle Arten der Polyplacophoren sind getrennt-
geschlechtlich. Einige Arten treiben Brutpflege. Feinde
scheinen sie nur wenige zu haben; sie werden von Seesternen

gefressen (FEDER 1959), auch könnten Seeigel, die sie nach Algen abweiden, dabei die Ästhetenkappen beschädigen. Algen und andere Mikroorganismen tragen zur Zerstörung der Schale bei. Käferschnecken werden etwa fünf Jahre alt.

Die über eintausend bekannten Arten werden in drei Ordnungen eingeteilt. Den Vertretern der relativ primitiv gebauten *Lepidopleurina* fehlt ein großer Teil des Artikulamentums, der unteren Schalenschicht. Eine feste Verbindung von Schalenplatten und Muskulatur ist noch nicht ausgebildet. Das Gegenteil ist bei den beiden anderen Ordnungen, den *Ischnochitonina* und den *Acanthochitonina*, der Fall. Bei beiden ist auch das Artikulamentum voll entwickelt. Bei den *Acanthochitonina* werden die Schalenplatten ganz oder teilweise vom Mantel bedeckt, die Platten der *Ischnochitonina* bleiben immer frei. Fast ausschließlich wurden bisher die Rückensinnesorgane von Vertretern der *Ischnochitonina* untersucht.

Die Ästheten sind - neben den Mantelstacheln einiger Arten, die wohl Mechanorezeptoren darstellen, und neben den Schalen- augen - die einzigen der fernerer Umwelt zugewandten Sinnes- organe. Daß sie Sinnesorgane sind, ist wegen ihrer Verbindung mit dem Nervensystem (KNORRE 1925, OMELICH 1967, BOYLE 1974) nicht zu bezweifeln. Die Ergebnisse von Verhaltensversuchen - auf Belichtung zeigen die Tiere eine negative Phototaxis - machen eine Lichtsinnesfunktion des Ästheten wahrscheinlich (AREY und CROZIER 1919, CROZIER 1921, VON KNORRE 1925, EVANS 1951, DOUGLAS 1952, OMELICH 1967, BOYLE 1972, BAUER 1975). Das ist aber sicher nicht ihre einzige Funktion. Schon aufgrund der sehr unterschiedlichen Zelltypen in diesen Organen müssen weitere Aufgaben postuliert werden. Folgende Hypothesen wurden aufgestellt: Feststellung des Wasserdrucks (PLATE 1898, 1902), der Wasserbewegung (THIELE 1932, RISBEC 1946), Bildung des Periostrakums (NOWIKOFF 1907), Speicherung von Stoffwechselprodukten (VON KNORRE 1925), Tastsinnesorgane (MARSHALL 1869, MOSELEY 1885, BLUMRICH 1891, THERMIER 1971). Experimentelle Befunde zur Stützung dieser Hypothesen gibt es kaum.

Meine Untersuchung basiert auf dem Vergleich der Ästheten von Chiton olivaceus, Lepidopleurus cajetanus und Acanthochiton fascicularis. Die letztere Art hat Ästheten verschiedener Größe, wie schon BLUMRICH 1891 feststellte. Es wurde also jeweils ein Vertreter jeder Ordnung der Polyplacophoren gewählt. Das hatte folgenden Grund: Da der Schalenbau dieser drei Ordnungen stark differiert, ebenso ihre Organisationshöhe, könnten bei einer starken Variabilität der Ästheten hier die größten Unterschiede zu erwarten sein, von Tiefseeformen oder Räubern abgesehen. Hierdurch könnte die Variationsbreite der Ästheten erfaßt werden.

Das Ziel meiner Arbeit ist folgendes:

1. Festzustellen, welche Strukturen immer in Ästheten vorkommen, also wahrscheinlich auch für die Funktionen essentiell sind, und welche nur artspezifische Zusatzstrukturen sind.
2. Herauszufinden, wie weit Ästheten innerhalb einer Art variieren können. So sind Schalenaugen - wenigstens zum Teil - umgewandelte Ästheten. Es wäre möglich, daß ein Zelltyp bei einem Teil der Ästheten dominiert oder in bestimmten Schalenabschnitten fehlt.
3. Durch ein breites Spektrum morphologischer Ergebnisse bestimmte Funktionen wahrscheinlich, andere unwahrscheinlich machen zu können. Neben elektrophysiologischen und Verhaltensversuchen ist die vergleichend - morphologische Bearbeitung ein Weg, in der Frage nach den Funktionen weiterzukommen.
4. Mehr über die Entwicklung der Schalenaugen aus den Ästheten herauszufinden.

Die erhaltenen Ergebnisse sollen als Basis für verhaltensphysiologische Untersuchungen dienen. Teile der vorliegenden Arbeit wurden bereits vorveröffentlicht (FISCHER und RENNER 1978 a und b, FISCHER 1978).

B MATERIAL UND METHODE

1. Material

Exemplare von Chiton olivaceus, Spengler, Lepidopleurus cajetanus, Poli und Acanthochiton fascicularis, Linné wurden in der Bucht von Vestar bei Rovinj/Jugoslawien gefangen. Alle drei Arten leben dort nebeneinander in der Brandungszone unter Steinen; Chiton olivaceus geht am weitesten an die Wassergrenze. Die Wassertiefe betrug zwischen ein und zwei Meter. Die Steine, auf denen die Käferschnecken saßen, lagen auf einer feinen Schlammschicht. Das Abmontieren der Tiere von ihrer Unterlage beeinträchtigt bzw. beschädigt sie oft erheblich, deshalb verblieben sie während des gesamten Transports auf ihren Steinen. In einer Kühlbox, die nur wenig Wasser enthielt, wurden die Käferschnecken nach München gebracht.

Die Tiere wurden in München in Vollglasaquarien gehalten. Da einmal eine Nachzucht von Chiton olivaceus gelang, kann davon ausgegangen werden, daß die Tiere durch die Haltung nicht wesentlich geschädigt wurden.

Für die Untersuchungen wurden Individuen mittlerer Größe benutzt, die zwei bzw. fünf Monate im Aquarium gelebt hatten. Zwischen beiden Gruppen ergaben sich bei der Untersuchung der Ästheteten keine Unterschiede.

2. REM - Untersuchungen

Für die Untersuchungen mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops wurden die Platten in Seewasser von mit Kokain betäubten Tieren abpräpariert. Die Weiterbehandlung der Schalenplatten erfolgte in vier Gruppen:

Bei der ersten Gruppe wurde das organische Material mit 90° C heißer konzentrierter Kalilauge von den Schalenplatten entfernt. (Etwa 1 Stunde; bei zu langer Dauer wurde die Schale, die

zu einem großen Teil aus organischem Material besteht, ebenfalls angegriffen.). Dar ufhin wurden sie mit Ultraschall gereinigt und im Exsiccator getrocknet. Die Platten der zweiten Gruppe wurden jeweils in mehrere Teilstücke gebrochen, um die Ästhetenkappen in ihrer vollen Länge darzustellen, und lediglich getrocknet. Eine dritte und vierte Gruppe wurde zur Untersuchung der Ästhetenkappen mit 6%iger EDTA (Äthylendiamintetraessigsäure) bzw. 5%iger HNO_3 bei Raumtemperatur nach Formolfixierung entkalkt, in Paraplast eingebettet und geschnitten. Nach der Entfernung des Paraplast mit Xylen wurden sie ebenfalls getrocknet. Alle Proben wurden mit Hilfe von Leitsilber auf Aluminiumträger montiert, mit Gold bedampft und in einem Cambridge Stereoscan betrachtet. Zur Ergänzung wurden getrocknete Schalenstücke weiterer Arten verwendet (Ischnochiton boninensis Bergerhayn, Ischnochiton circumvallatus Iredale, Ischnochiton winckworthi Le Loup, Lepidozona coreanica Reeve, Acanthochiton penicillatus Deshayes, Onithochiton hirasei Pilsbry, Chiton canariensis d' Orbigny).

3. Histologische Untersuchungen

3.1. Konventionelle lichtmikroskopische Methoden

Für die histologischen Arbeiten wurden mit einer Hornspatel von allen Schalenbezirken Teile des Tegmentums abgespalten. Zunächst wandte ich konventionelle lichtmikroskopische Methoden an. Das war einerseits nötig, um den Effekt verschiedener Entkalkungsmethoden festzustellen, andererseits wollte ich die Resultate von VON KNORRE (1925) überprüfen, der die Ästheten am eingehendsten untersucht hat.

Formolfixierte Präparate wurden mit 6%iger EDTA oder 5%iger HNO_3 entkalkt, andere Schalenteile während der Fixierung durch Bonin. (Raumtemperatur). Die Entkalkung mit EDTA erwies sich als die schonendste. Zur Übersicht wurden die so behandelten Präparate entweder total oder als Paraffinschnitte (7 μm dick) betrachtet. Die Entwässerung erfolgte durch

Isopropanol, die Färbung durch Hämalaun/Eosin.

Für die lichtmikroskopische Darstellung der Zentralzellen der Ästheten wurde die bekannte Methode von BODIAN (1936) für Neurofibrillen benutzt. Dazu wurden die Schalenstücke mit einem Gemisch von 90 ml Äthanol (80%), 5 ml Formol und 5 ml Eisessig fixiert, das gleichzeitig entkalkend wirkt.

3.2. Semidünnschnitte und Elektronenmikroskopie

Für die Herstellung von Semidünnschnitten und Ultradünnschnitten wurden abgespaltene Teile des Tegmentums in 5% Glutaraldehyd bei pH 7,4 (Phosphatpuffer) und 3° C 2 Stunden lang fixiert. Danach wurde in gekühlter EDTA in Phosphatpuffer entkalkt. Um die schonendsten Entkalkungsbedingungen zu finden, wurden folgende Konzentrationen (EDTA) und Zeiten ausprobiert: 5%, 3% EDTA, 10, 14, 20, 36 Stunden. Als am besten geeignet erwies sich die Kombination 3% und 14 Stunden. Dabei mußte in Kauf genommen werden, daß die Kalkteile der Schale nur sehr unvollständig entfernt wurden. Nach zweistündiger Nachfixierung in 2%iger Osmiumsäure und der Entwässerung mit Äthanol über Propylenoxid erfolgte die Einbettung in Durcupan.

Da sich so die Zelltypen ähnlich darstellen ließen, wie das BOYLE (1969, 1974) und HAAS und KRIESTEN (1975, 1978) mit etwas anderen Fixierungs- und Einbettungsmethoden gelang, konnte ich auf die Anwendung weiterer Methoden verzichten.

Die Präparate wurden an einem LKB - Ultratome III mit Glas- oder Diamantmesser geschnitten. Trotz der nicht ausreichenden Entkalkung konnten bei sorgfältigem Trimmen Schnittserien durch größere Ästhetenbereiche erhalten werden. Die silbergrauen Schnitte (ca. 500 Å) wurden auf Pioloformfolien übertragen, mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert und mit einem Zeiss 9 S - 2 Elektronenmikroskop untersucht.

Die Semidünnschnitte (Dicke 1 μm) wurden mit Mallory's Azur II Methylenblau oder mit basischem Fuchsin gefärbt und im Lichtmikroskop betrachtet.

3.3. Adaptationen

Für die histologischen Untersuchungen benutzte ich zunächst helladaptierte Tiere (Tageslicht). Zur Ergänzung wurden dunkeladaptierte Käferschnecken (nach vierstündigem Aufenthalt in der Dunkelkammer) und außerdem helladaptierte Individuen, die vier Stunden lang oberhalb der Wasserlinie auf einem Stein festgesaugt waren, bearbeitet. Hier wurde nur Chiton olivaceus benutzt, weil die beiden anderen Arten unter normalen Bedingungen nie außerhalb des Wassers zu finden sind. Chiton olivaceus dagegen gelangt bei Ebbe manchmal ins Trockene, da diese Art auch näher am Ufer vorkommt. Zur Kontrolle wurden gleichzeitig nasse helladaptierte Tiere präpariert.

Die notwendige Dauer der Dunkeladaptation bestimmte ich durch einen Verhaltensversuch: Bekanntermaßen zeigen viele Polyplacophoren eine negative Phototaxis (AREY und CROZIER 1919, EVANS 1951, OMELICH 1967, BOYLE 1972). Bei meinen Chiton olivaceus ist diese erst nach längerem Aufenthalt im Dunkeln eindeutig ausgeprägt.

Die Käferschnecken wurden in einem Plastikgefäß (55 x 33 cm Bodenfläche, 10 cm Höhe, Boden und Seitenwände schwarz) im Lichtgradienten getestet (100 W - Lampe); die Lichtquelle selbst war für die Tiere unsichtbar. Jeweils zehn Käferschnecken wurden willkürlich in das Versuchsgefäß gesetzt und darin 0, 1, 2, 3 oder 4 Stunden in Dunkelheit gehalten. Anschließend wurde das Licht angeschaltet und nach einer halben Stunde die Orientierung im Lichtgradienten gemessen. Hier (Abb. 1) sei ein charakteristisches Ergebnis wiedergegeben; die übrigen Versuche ergaben ein sehr ähnliches Bild. Die Genauigkeit der Orientierungsreaktion hängt von der Dauer der Dunkeladaptation

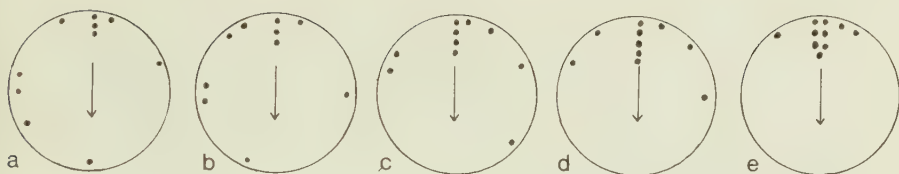


Abb. 1 : Orientierung von Chiton olivaceus im Lichtgradienten (Pfeilspitze gibt Richtung der Helligkeitszunahme an) bei unterschiedlich langer Dunkeladaptation. a = 0 Std., b = 1 Std., c = 2 Std., d = 3 Std., e = 4 Std. Dunkelhaltung vor Versuchsbeginn. Die Punkte zeigen die Ausrichtung der Tiere: oben im Kreis: genau vom Licht weg, unten im Kreis: genau zum Licht hin.

ab; nach 3 - 4 Stunden ist sie eindeutig. Nur vier Stunden lang dunkeladaptierte Tiere wurden für die histologischen Untersuchungen verwendet.

Die Abpräparation des Tegmentums erfolgte bei 3⁰ C in der Fixierlösung, um eventuelle schnelle Readaptationen möglichst auszuschalten (vgl. KOLB und AUTRUM 1972). Gleichzeitig wurden helladaptierte Tiere zur Kontrolle genauso präpariert.

C ERGEBNISSE

1. Die Schalenoberfläche

1. Die Grobmorphologie

Bei allen drei Arten stehen die Schalenplatten miteinander in Kontakt und sind entsprechend der Oberfläche der Tiere gewölbt. Die erste und die achte Platte haben etwa die Form eines Halbkreises, während die mittleren (II - VII) einem Rechteck ähneln.

Die Schalenplatten bestehen aus mehreren übereinander gelegenen parallelen Schichten. Die obere Schalenschicht, das Tegmentum, überdeckt die untere Schalenschicht zu einem großem Teil. Das Tegmentum wird oben von einer sehr dünnen ($< 1 \mu\text{m}$) organischen Schicht, dem Periostrakum, überzogen. Die untere Schalenschicht ist komplizierter aufgebaut als das Tegmentum. Sie besteht aus dem Articulamentum, das in eine als Hypostrakum bezeichnete Substanz eingebettet ist (HAAS 1972). An den Ansatzstellen der Muskeln wird eine weitere Schicht, das Myostrakum, ausgebildet.

Wenn man eine mittlere Schalenplatte von oben betrachtet (Abb. 2a), so kann man das Tegmentum in drei Abschnitte einteilen: Zwei diagonal verlaufende Linien trennen das Medianfeld (M) von den beiden Lateralfeldern (L). Der mittlere Teil des Medianfeldes, der Jugaltrakt (JT) unterscheidet sich strukturell von den übrigen Bereichen des Medianfeldes. Ein Teil des Articulamentums, die Apophysen (A), ragen nach vorne und sind hier nicht vom Tegmentum bedeckt.

Betrachtet man eine mittlere Schalenplatte von unten (Abb. 2b), so sieht man, daß die untere Schalenschicht aus mehreren Abschnitten besteht. Die Sutura (S), eine diagonal verlaufende Reihe von kleinen Löchern, trennt auf jeder Hälfte die beiden Teile des Articulamentums in die vorne gelegene Apophyse (A) und die hinten gelegene Insertionsplatte (I).

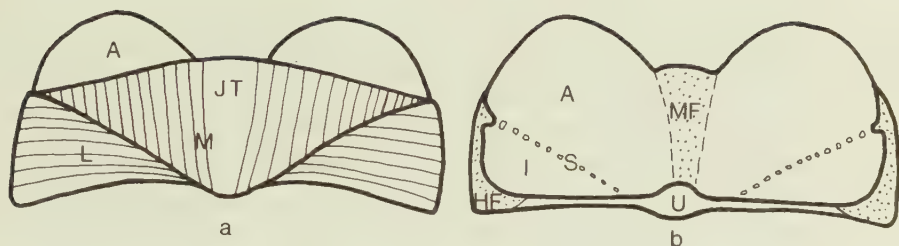


Abb. 2: Schema einer mittleren Schalenplatte von oben (a) und von unten (b) betrachtet. A Apophyse, HF hinteres durchbohrtes Feld, I Insertionsplatte, L Lateralfeld, M Medianfeld, MF mittleres durchbohrtes Feld, JT Jugaltrakt, S Sutur, U nach unten umgeschlagener Teil des Tegmentums.

In der Mitte der Platte werden beide Apophysen vom sogenannten mittleren durchbohrten Feld (MF) getrennt, das allein vom Hypostrakum gebildet wird. An den seitlichen Hinterrändern der Platte findet man weitere durchbohrte Felder (HF). Den Lepidopleurina fehlen die Insertionsplatten. In dieser Ordnung ist das gesamte Hypostrakum bis auf die Zonen der Apophysen durchbohrt.

Die erste der acht Platten entspricht strukturell dem Lateralfeld der übrigen Schalenplatten. Die achte Platte kann in zwei Sektoren unterteilt werden, in einen vorderen und einen hinteren. Der hintere ist dem Lateralfeld, der vordere dem Medianfeld homolog.

Die Schalenplatten von Chiton olivaceus und Lepidopleurus cajetanus entsprechen ganz dem eben besprochenen Schema. Bei Chiton olivaceus (Abb. 3) ist die Oberfläche des Tegmentums relativ einheitlich strukturiert. Abgesehen vom Jugaltrakt weist das Medianfeld ausgeprägte, in der Längsrichtung des Tieres verlaufende Rippen auf. Die Lateralfelder haben ebenfalls Rippen; sie stehen senkrecht zu den medianen Rippen, fallen aber nicht so auf. Bei älteren Tieren sind außerdem senkrecht zu den lateralen Rippen unregelmäßige schmale Furchen ausgebildet.

Etwas auffälliger sind die strukturellen Unterschiede der Schalenbezirke bei Lepidopleurus cajetanus (Abb. 4). Das mediane Feld wird durch Höcker (etwa 60 μm breit und hoch) charakterisiert, die in Längsreihen angeordnet sind. Innerhalb einer Reihe verschmelzen sie oft mehr oder weniger stark, mit den Nachbarreihen sind sie durch Stege verbunden. Die Lateralfelder besitzen grobe Rippen, die in der Längsrichtung des Tieres verlaufen. Sowohl die Rippen als auch die zwischen ihnen gelegenen Regionen sind dicht mit Höckern bedeckt.

Die Schalenplatten der dritten Art, Acanthochiton fascicularis (Abb. 5), differieren von den bisher besprochenen in mehrerlei Hinsicht: Einmal ist das Tegmentum seitlich durch den stark entwickelten Mantel zurückgedrängt. Deshalb sind große Abschnitte der Apophysen und der Insertionsplatten unbedeckt.

Die Strukturierung der Oberfläche des Tegmentums ist ebenfalls deutlich verschieden von Chiton olivaceus und Lepidopleurus cajetanus. Es gibt zwar auch hier drei Bezirke; der mittlere (= mediane) Trakt ist jedoch nur ein schmaler, in der Längsrichtung des Tieres verlaufender Streifen, der wahrscheinlich nicht dem Medianfeld, sondern dem Jugaltrakt entspricht. Seitlich liegen die beiden lateralen Bezirke.

Medianer Trakt und laterale Bezirke zeigen ungewöhnlich starke Unterschiede: Der mediane Trakt besitzt keine besonders auffälligen Strukturen; Schmale Furchen verlaufen in regelmäßigen Abständen (etwa 13 μm) in der Querrichtung. Vor allem bei älteren Tieren treten vielfach noch Längsfurchen auf. Ganz anders sind die lateralen Bezirke gestaltet: Hier ist das Tegmentum eine dünne, oft nur 25 μm messende Schicht, aus der in einem sehr regelmäßigen Muster in einem gegenseitigen Abstand von etwa 20 μm säulenstumpfartige Erhebungen, die

Tegmentalhöcker, aufragen (Abb. 6). Sie sind etwa 40µm hoch und 50 - 80 µm breit. Die Seiten sind etwas konkav eingebuchtet, der obere Rand ein wenig hochgezogen. Diese Gebilde werden auch von BLUMRICH (1891) erwähnt.

Der Übergang vom medianen Trakt zu den lateralen Bezirken ist nicht abrupt. An der Grenze gehen Ausbuchtungen des medianen Traktes und Tegmentalhöcker ineinander über. Bemerkenswert ist der Übergang auf der achten Platte: Seitlich an das Ende des vorderen Sektors, der bei dieser Art von drei Seiten vom hinteren Bezirk umgeben ist, liegen zwei unstrukturierte Zonen, die schaufelartig in den hinteren Sektor hineinragen (FISCHER und RENNER 1978).

Ein neuer Tegmentalhöcker wird vom lateralen Epithel in drei Etappen gebildet. Zunächst erscheint senkrecht zur Schalenkante eine niedrige, 25 - 40 µm lange rippenartige Erhebung, die auch noch am fertigen Tegmentalhöcker auf seiner der Schalenmitte zugewandten Seite zu sehen ist. An diese Erhebung wird ein Kegel von etwa 25 µm Breite angelagert (Abb. 7). Von der Spitze dieses Kegels führt ein schmaler röhrenförmiger Kanal nach innen und mündet an der

Abb. 3: Chiton olivaceus, mittlere Schalenplatte, KOH-behandelt

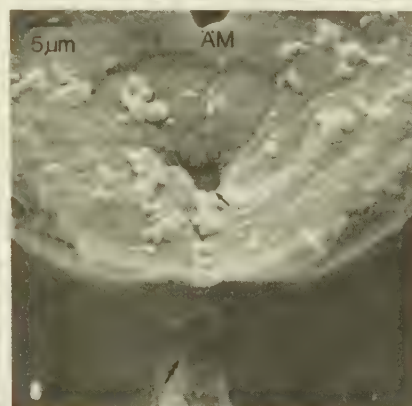
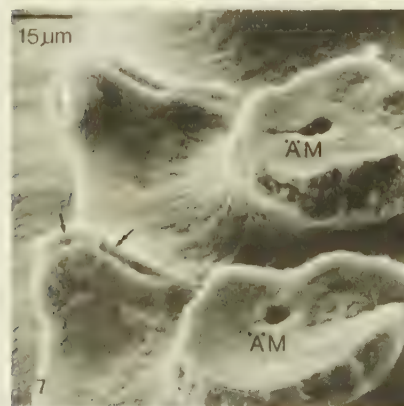
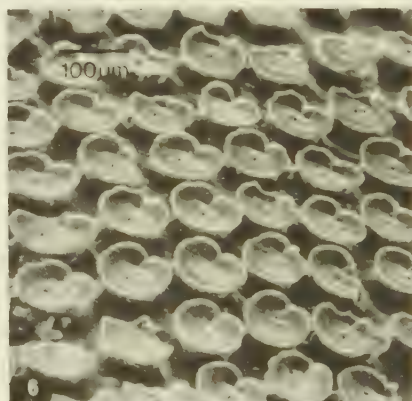
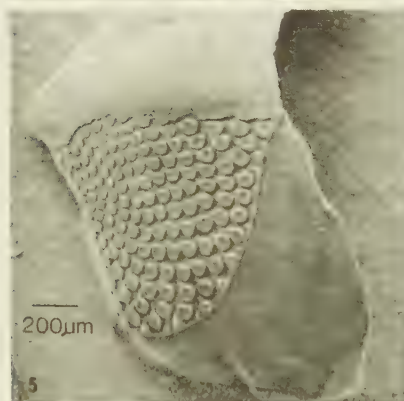
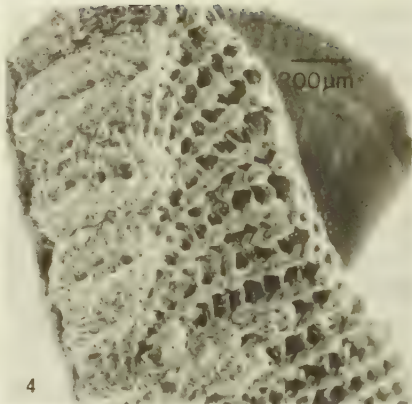
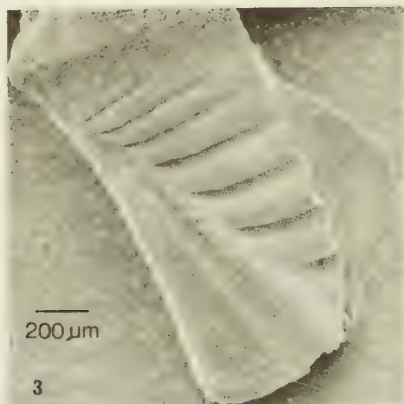
Abb. 4: Lepidopleurus cajetanus, mittlere Schalenplatte, KOH

Abb. 5: Acanthochiton fascicularis, mittlere Schalenplatte, KOH

Abb. 6: Acanthochiton fascicularis, Tegmentalhöcker auf dem lateralen Schalenbezirk, KOH

Abb. 7: Acanthochiton fascicularis, lateraler Rand des Tegmentums. Zweites Stadium der Höckerbildung. Von der Spitze des Kegels (Pfeil) führt ein kleiner Kanal zu seiner Außenseite. (Doppelpfeil). AM Ästhetenmündung. KOH

Abb. 8: Acanthochiton fascicularis, Ausschnitt aus einem Tegmentalhöcker. Pfeil: Beginn des Kanals, Doppelpfeil: Mündung des Kanals auf einer rippenartigen Erhebung. AM Ästhetenmündung. KOH



Oberkante der Erhebung nach außen. Um den Kegel herum wird dann exzentrisch - zur Schalenkante hin vermehrt - weitere Schalensubstanz abgeschieden; infolgedessen weisen die fertigen Tegmentalhöcker eine azentrische Streifung auf. Der Kanal ist auch bei den voll ausgebildeten Tegmentalhöckern vorhanden (Abb. 8). Manchmal ist er in seiner ganzen Länge nach außen hin offen, so daß der Tegmentalhöcker dort eine tiefe Rinne besitzt.

2. Die Verteilung der Ästheten

Die Verteilung der Ästheten steht in Beziehung zur Struktur der Schalenoberfläche.

Das Tegmentum von Chiton olivaceus wird, abgesehen von den Kanten der Rippen des Medianfeldes, überall von Ästheten durchsetzt. In Platten, die mit KOH behandelt wurden, sind an der Oberfläche die Poren zu sehen, in denen die Kappen der Ästheten lagen. Der Hauptstamm eines Ästheten bildete eine größere Kappe aus als die Seitenäste. Deshalb können wir die etwas größeren Megaporen von den Mikroporen unterscheiden, die um die Megaporen herum angeordnet sind.

Auf den Lateralfeldern von Chiton olivaceus bilden die Megaporen ein regelmäßiges Muster (Abb. 3 und 9).

Auf eine Megapore entfallen etwa neun Mikroporen; sie sind in Reihen angeordnet, die senkrecht zur Schalenkante verlaufen.

Auf dem Medianfeld ist zwischen den Rippen die Konzentration der Poren am größten. Dort werden sie oft nur noch durch dünne, manchmal lediglich 2 μ m messende Aragonitstege getrennt. Etwa dreizehn Mikroporen entfallen hier auf eine Megapore.

Bei Lepidopleurus cajetanus münden die Ästheten auf der der Schalenkante zugewandten Seite der Höcker (Abb.10). Seitlich und unterhalb der Megaporen liegen die Mikroporen; auf dem Medianfeld sind es etwa vier, auf dem Lateralfeld circa sieben pro Megapore.

Auf dem medianen Trakt von Acanthochiton fascicularis ist keine besondere Anordnung der Poren zu erkennen. Ein bis sieben, meist jedoch zwei bis drei Mikroporen entfallen auf eine Megapore. In den lateralen Bezirken liegt jeweils eine Megapore etwa in der Mitte des Plateaus eines jeden Tegmentalhöckers, hinter (in Relation zur Zuwachszone der Schale, d.h. näher am Schalenrand) dem Kanal. Tegmentalhöcker ohne Megapore gibt es nicht. Mikroporen sind nur verstreut zu finden. Eine, selten zwei liegen seitlich vor der Megapore, bei sehr vielen Tegmentalhöckern fehlen sie völlig. Zwischen den Tegmentalhöckern münden keine Ästheten. Ebenso weisen die "Schaufeln" der achten Platte keine Poren auf.

Lepidozona coreanica Reeve hat eine ähnliche Schalenstrukturierung und Ästhetenverteilung wie Chiton olivaceus. Ischnochiton boninensis Bergenhayn, Ischnochiton circumvallatus Iredale und Ischnochiton winckworthi LeLoup gleichen darin Lepidopleurus cajetanus. Auch zwischen Acanthochiton penicillatus Deshayes und Acanthochiton fascicularis gibt es hier nur geringe Unterschiede.

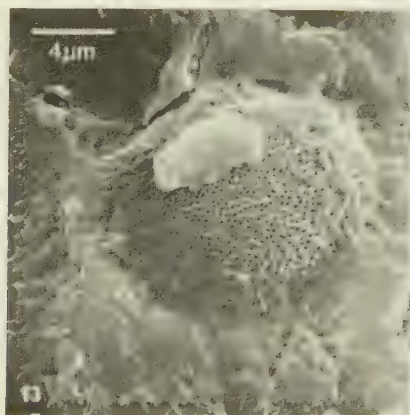
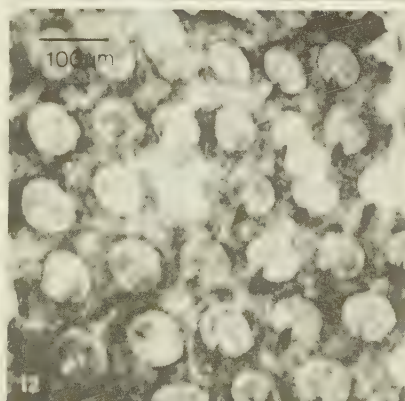
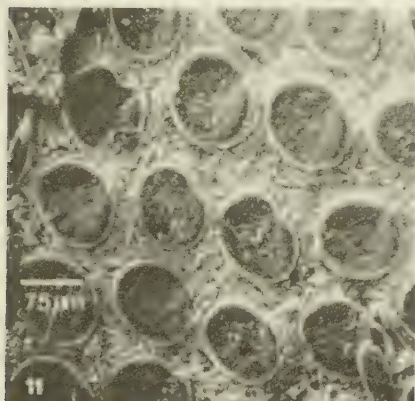
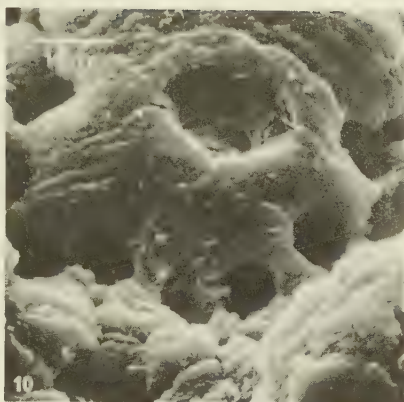
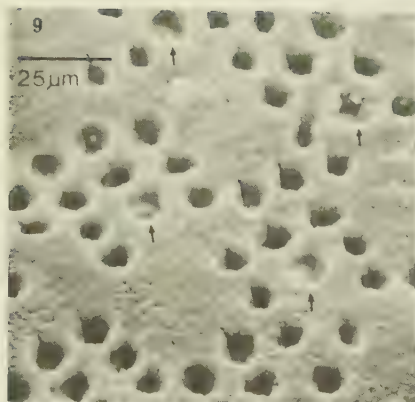
Abb. 9: Chiton olivaceus, Schalenoberfläche, Lateralfeld, jede Megapore (Pfeile) wird von einigen Mikroporen umgeben. KOH.

Abb.10: Lepidopleurus cajetanus, Lateralfeld, Megapore (Pfeil) und Mikroporen in einem Tegmentalhöcker. KOH.

Abb.11: Acanthochiton fascicularis, unbehandelte Schalenoberfläche, lateraler Bezirk.

Abb.12: Acanthochiton fascicularis, entkalkte Schalenplatte, Totalpräparat. Zwischen den Kalkhöckern (durch die Behandlung entfernt, helle Kreise) liegt ein grobes organisches Netzwerk, das ein Hohlraumssystem abdeckt.

Abb.13: Chiton olivaceus, Hauptkappe mit Porenöffnungen.



Art und Platte	m_{median}	s_{median}	m_{lateral}	s_{lateral}
<u>Ch. olivaceus</u>				
I $\bar{A}/\text{mm}^2$	/	/	301	33,21
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	/	/	7,09	0,31
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	/	/	2135	240,98
III $\bar{A}/\text{mm}^2$	166	24,41	188	18,95
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	13,27	2,66	8,59	0,23
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	2197	514,06	1614	133,83
VIII $\bar{A}/\text{mm}^2$	284	15,89	253	44,61
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	9,73	0,66	9,32	1,10
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	2759	183,87	2353	464,23
<u>L. cajetanus</u>				
I $\bar{A}/\text{mm}^2$	/	/	207	13,69
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	/	/	8,1	2,42
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	/	/	1666	464,23
III $\bar{A}/\text{mm}^2$	91	7,21	140	22,17
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	5,81	0,69	7,65	0,93
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	527	46,50	1066	191,47
VIII $\bar{A}/\text{mm}^2$	112	12,04	171	18,50
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	3,75	0,75	6,5	0,45
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	424	117	1115	140
<u>A. fascicularis</u>				
I $\bar{A}/\text{mm}^2$	/	/	113	15,52
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	/	/	0,47	0,20
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	/	/	54	27,05
III $\bar{A}/\text{mm}^2$	187	13,30	114	12,57
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	2,5	0,42	0,56	0,22
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	471	108,75	64	27,50
VIII $\bar{A}/\text{mm}^2$	199	26,04	125	18,96
Mi $\bar{A}/\bar{A}$	2,87	0,69	0,40	0,26
Mi $\bar{A}/\text{mm}^2$	553	257,53	53	41,83

Tab. 1: Dichte von Ästheten und Mikrästheten im medianen und lateralen Bereich der ersten (I), dritten (III) und letzten (VIII) Schalenplatte. Die erste Platte hat kein Medianfeld. Mittelwerte und Standardabweichungen. $\bar{A}$ Ästhet(en), Mi $\bar{A}$ Mikrästheten.

Um die genaue Verteilung der Ästheten festzustellen, wurden die Schalenplatten von jeweils fünf Tieren von mittlerer Größe im REM untersucht. Zunächst zählte ich die Ästheten von 1 mm^2 etwa in der Mitte der einzelnen Bezirke der rechten Schalenhälfte. Die Anzahl der Mikrästheten bestimmte ich so, daß ausgehend von der Bildmitte jeweils die zwanzig umliegenden Ästheten ausgewertet wurden; dann multiplizierte ich den Mittelwert mit der Anzahl der Ästheten in 1 mm^2 . Es werden hier nur die Werte für die Schalenplatten I, III und VIII angegeben (Tab. 1). Die anderen mittleren Schalenplatten unterscheiden sich von der dritten kaum.

Chiton olivaceus und Lepidopleurus cajetanus besitzen auf der ersten Platte signifikant mehr Ästheten als auf den Platten II bis VIII ($p < 0,05$). Die letzte Platte weist mehr Ästheten auf als die mittleren ($p < 0,05$). Da die erste Platte den Lateralfeldern der übrigen entspricht, wurden nur diese Schalenbezirke dabei berücksichtigt. Die lateralen Felder der medianen Platten haben signifikant mehr Ästheten als die medianen ($p < 0,05$). Die Ästheten der lateralen Felder besitzen bei Chiton olivaceus deutlich weniger Mikrästheten als die der medianen Felder ($p < 0,05$), bei Lepidopleurus cajetanus dagegen ist es umgekehrt ($p < 0,01$).

Ganz anders sind die Verhältnisse bei Acanthochiton fascicularis. Hier haben wir median deutlich die größere Zahl sowohl an Ästheten als auch an Mikrästheten pro Ästhet ($p < 0,01$). Die erste Platte besitzt etwa gleich viele Ästheten wie die Lateralfelder der anderen Platten.

3. Die Oberfläche unbehandelter Schalenplatten

3.1. Die Verteilung von Organismen und Detritus

Die Schalen mariner Mollusken sind häufig mit Algen inkrustiert; zahlreichen Organismen, darunter auch größeren, wie sedentären Polychaeten und Cirripediern dienen sie als Unterlage. Die Wirte werden dabei nur selten geschädigt. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Polyplacophoren. Da sie in ihrer Schale in großer Zahl Ästheten enthalten, wären sie schnell durch einen derartigen Bewuchs beeinträchtigt. Sinnesorgane - und die Ästheten haben Sinnesfunktion - können nur mit Einschränkung funktionieren, wenn sie von Mikroorganismen und Detritus bedeckt sind. Zwar wachsen laufend von den vorderen und lateralen Schalenrändern her Ästheten nach, sodaß die Tiere in jedem Fall funktionierende Ästheten besitzen, aber auch die Ästheten in älteren Schalenbereichen sind wahrscheinlich funktionell aktiv, da sie sich strukturell kaum von den neu gebildeten unterscheiden. Wenn das zutrifft, wäre zu erwarten, daß die Ästhetenkappen höchstens einen geringen Bewuchs aufweisen. Die Untersuchungen brachten folgende Ergebnisse:

Bei Chiton olivaceus wachsen auf den Schalenplatten in den meisten Fällen relativ wenig Organismen. Vor allem die Hauptkappen sind fast völlig frei, selbst wenn das umgebende Gebiet mit Diatomeen inkrustiert ist (FISCHER und RENNER, 1978). Bei großen Tieren sind die ältesten Schalteile stark angegriffen; dort sind auch die Ästheten zerstört. Bei Lepidopleurus cajetanus sammeln sich Algen und Detritus zwischen den Höckern, wobei wenigstens die Hauptkappen frei bleiben. Das Plateau der Tegmentalhöcker von Acanthochiton fascicularis ist fast immer ohne größere Inkrustierungen (Abb.11).

3.2. Das Hohlraumssystem zwischen den Tegmentalhöckern von Acanthochiton fascicularis

Bei Acanthochiton fascicularis ist in den jüngeren Abschnitten der lateralen Schalenbezirke zwischen den Tegmentalhöckern

ein netzartiges Hohlraumsystem ausgebildet; es wird allerdings recht schnell zerstört, wahrscheinlich durch Organismen, die sich hier festsetzen. Das Hohlraumsystem wird von einer grobstrukturierten organischen Schicht begrenzt, die oben, wo sie etwa in der Höhe der Plateaus der Tegmentalhöcker verläuft, weitaus am stärksten ist. Mit dem Periostrakum ist sie nicht identisch. Die einzige dauernde Verbindung zwischen dem Hohlraumsystem und der Außenwelt ist durch die Kanäle in den Tegmentalhöckern gegeben.

Offenbar gelangen auch in jüngeren Schalenbereichen Organismen, vor allem Bakterien und Algen, in das Hohlraumsystem. Fast nie aber sind sie dort frei zu finden; sie sind zu Klumpen zusammengeballt, die in vielen Fällen ringförmig die Tegmentalhöcker umgeben. Im Gegensatz zu den Organismen auf der Schalenoberfläche, die sich mit Mallory's Azur II Methylenblau violett anfärben, werden die Konglomerate im Inneren der Hohlräume leuchtend blau. Mit basischem Fuchsin läßt sich dagegen kein Unterschied feststellen.

3.3. Die Ästhetenkappen

Das Erscheinungsbild der Ästhetenkappen ist im REM bei den drei untersuchten Arten ähnlich. Sie sind kreisförmig und ragen etwas über die Schalenoberfläche hinaus. Ihr Durchmesser ist bei den einzelnen Arten recht variabel: Die Hauptkappen von Chiton olivaceus messen zwischen 12 und 18 μm , die Nebenkappen zwischen 9 und 14 μm (selbst am selben Ästheten), bei Lepidopleurus cajetanus 11 bis 15 μm bzw. circa 9 μm , bei Acanthochiton fascicularis 8 bis 11 μm und 5 - 10 μm , wobei die Kappen der letztgenannten Art im medianen Bezirk größer werden als die in den lateralen Bezirken.

Bei allen drei Arten weisen die Hauptkappen sehr kleine Poren zwischen 80 und 200 nm auf, die einen gegenseitigen Abstand von 40 - 100 nm haben (Abb.13). In vielen Fällen sind diese Poren distal nicht bedeckt.

Das Periostrakum überzieht in jungen Schalenbereichen auch die Kappen. Häufig verschwindet diese Schicht zuerst von den Hauptkappen. Es ist unwahrscheinlich, daß dieser Prozeß durch die Brandung hervorgerufen wird; ähnlich exponierte Stellen wie die Spitze der Höcker von Lepidopleurus cajetanus verlieren das Periostrakum viel später. Manchmal sieht man auf Kappen, von denen das Periostrakum gerade verschwindet, längliches Material etwa vom Durchmesser der Poren liegen. Ähnliches fand BOYLE (1976) bei Amaurochiton glaucus Gray. In vielen Fällen beobachtet man aber im REM auch, daß die Hauptkappen von einer feinen organischen Schicht bedeckt sind, selbst wenn das Periostrakum verschwunden ist.

II. Die Ästheten

1. Allgemeiner Aufbau

Bei allen drei von mir untersuchten Polyplacophoren - Arten sind die Ästheten keulenförmig und (konkav) zur Schalenoberfläche hin gebogen. Durch die sogenannten Faserstränge haben sie Verbindung mit dem Nervensystem. Die Faserstränge der einzelnen Ästheten (die Nebenfaserstränge) ziehen zur Grenzfläche zwischen Tegmentum und Artikulamentum. Dort vereinigen sich meist mehrere Nebenfaserstränge zu einem Hauptfaserstrang, der entweder in einem durchbohrten Feld oder der Suture die untere Schalenschicht durchdringt oder in den Bereichen, wo das Artikulamentum im Wege steht, in der Grenzschicht nach außen zur Schalenkante verläuft.

Abbildung 14 a und b zeigt den allgemeinen Aufbau eines Ästheten. Der aus dem Faserstrang (FS) entspringende Megalästhet (MegÄ) besteht aus zwei Abschnitten: dem distal gelegenen Makrästheten (MÄ) und dem proximalen Ästhetenkörper (ÄK) (HAAS und KRIESTEN 1978). Die Grenze wird durch seitlich entspringende Nebenäste, die Mikrästheten (MiÄ), markiert¹. Der Makrästhet bildet distal an der

1: Ich halte die in der Literatur verwendete Unterteilung des Megalästheten nicht für sehr glücklich, da die ihn aufbauenden Zellen von oben nach unten durchziehen. Ich verwende im Folgenden möglichst nur die Begriffe Megalästhet und Mikrästhet.

Schalenoberfläche die Hauptkappe (HK) (= Scheitelkappe, VON KNORRE 1925, apical cap, BOYLE 1974, Makrästhetenkappe, HAAS und KRIESTEN 1978), die Mikrästheten je eine Nebenkappe (NK) (= Subsidiary cap, BOYLE 1974, Mikrästhetenkappe, HAAS und KRIESTEN 1978) aus.

Den größten Raum im Megalästheten nehmen Sekretzellen (SeZ) ein (= drüsenähnliche Zellen, BLUMRICH 1891, VON KNORRE 1925, HAAS und KRIESTEN 1978, Drüsenzellen, NOWIKOFF 1907, secretory cells, BOYLE 1974, keulenförmige Zellen, FISCHER 1975, 1978 b). Sie sind dicht mit Sekretschollen angefüllt. Im basalen Teil des Ästhetenkörpers können Sekretbildungszellen (SeBZ) vorhanden sein. In Abbildung 14 b sind sie nicht dargestellt, weil sie nicht überall gleichmäßig vorkommen. Distal findet man häufig kleinere Sekretzellen verschiedener Typen; sie können den größeren ähneln (SeZk), sie können aber auch ihr Sekret abgegeben haben und erscheinen weitgehend " leer " (SeZl). Weitere Typen von Sekretzellen kommen vor; auf sie gehe ich bei der Besprechung der Ästheten der einzelnen Arten ein.

Etwa in der Achse des Megalästheten liegen zwischen den Sekretzellen einige langgestreckte Zellkörper, die Zentralzellen (ZZ) (Fadenzellen, NOWIKOFF 1907, Sinneszellen, VON KNORRE 1925, central cells, BOYLE 1974, Centralzellen, HAAS und KRIESTEN 1978). Sie haben wahrscheinlich eine Sinnesfunktion und bilden in der Regel unterhalb der Kappe Mikrovilli aus. In der Peripherie des Megalästheten, meistens im Ästhetenkörper, finden wir häufig Sehzellen (SZ). Der Megalästhet wird fast vollständig von Wandzellen (WZ) umhüllt (Wandungszellen, VON KNORRE 1925, FISCHER 1975, FISCHER und RENNER 1978 b, peripheral cells, BOYLE 1974, Randzellen, HAAS und KRIESTEN 1978).

Jeder Mikrästhet besteht aus einer Mikrästhenzelle (MiZ), die bis zur Nebenkappe hin reicht, und meist ein bis zwei Hüllzellen (HZ). Die Perikarien von Mikrästhetenzellen

und Hüllzellen liegen im Megalästhet. Weitere Typen von Zellen können bei den einzelnen Arten vorkommen.

Alle Zelltypen können basal Fortsätze (F) ausbilden, die zum Teil im Faserstrang proximalwärts zum Bildungsepithel ziehen. Einige dieser Fasern sind Neuriten. Sie münden schließlich in den lateralen Markstrang (VON KNORRE 1925).

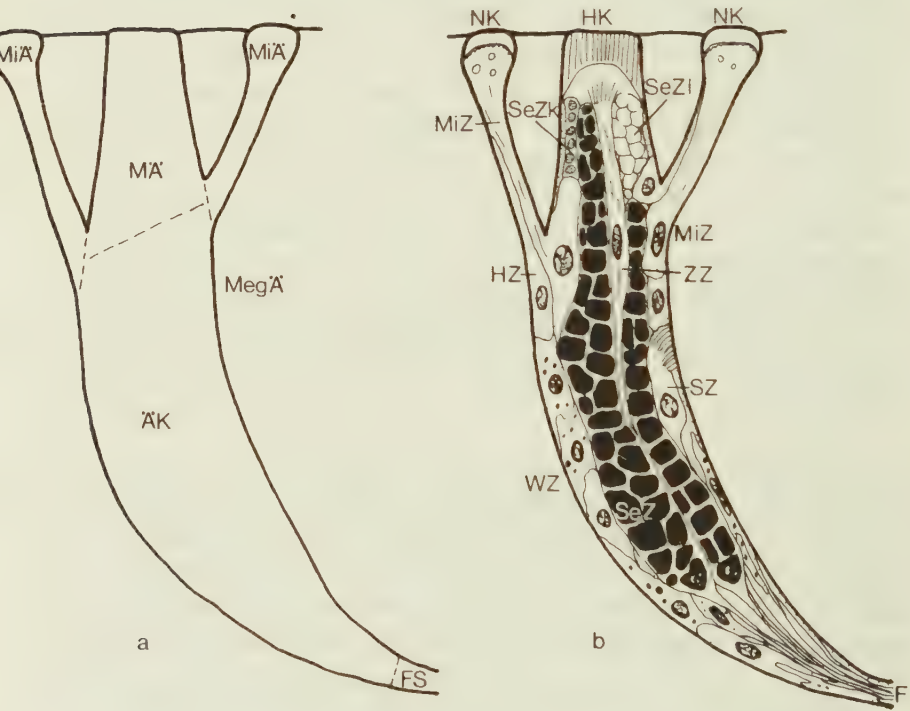


Abb.14: a Grobgliederung eines Ästheten, b schematisierte Darstellung der Zelltypen in einem Ästheten. ÄK Ästhetenkörper, FS Faserstrang, MA Makrästhet, MegA Megalästhet, MiA Mikrästhet, F Fasern, HK Hauptkappe, HZ Hüllzelle, MiZ Mikrästhetenzelle, NK Nebenkappe, SeZ Sekretzelle, SeZk kleine Sekretzelle, SeZl leer erscheinende Sekretzelle, SZ Sehzelle, WZ Wandzelle, ZZ Zentralzelle.

Das eben dargestellte schematische Bild eines Ästheten entspricht dem gegenwärtigen Stand der Forschung, d.h. die Ergebnisse sowohl von HAAS und KRIESTEN (1978) als auch der vorliegenden Arbeit wurden dabei verwertet.

Bei der Erarbeitung der Struktur kommt man mit normalen Dünnschnitten über die Ergebnisse von VON KNORRE (1925) nicht hinaus. Man erkennt die Sekretionszellen, die Kerne der Zentralzellen, einige Wandzellen, die Mikrästhetenzellen, die Haupt- und Nebenkappen und den Faserstrang. Bei einigen Arten (z.B. Chiton olivaceus) sind die Zentralzellen nur schwer darzustellen, da sie sehr klein sind. Mir gelang dies mit Hilfe der Färbung nach BODIAN (1936). Die Zentralzellen erscheinen dann sehr dunkel im sonst hellen Ästheten (Abb.15). Auch die Fasern des Faserstranges und der distale Bereich der Mikrästheten färben sich an, allerdings bei weitem nicht so stark. Die Sehzellen werden ebenfalls dunkler.

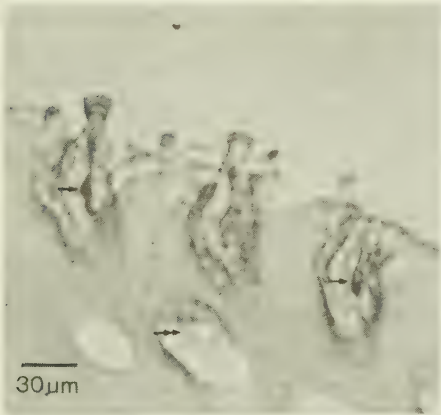


Abb.15:Chiton olivaceus, lichtmikroskopische Aufnahme, Färbung nach BODIAN. Die Zentralzellen sind dunkel (Pfeil), ebenso die Fasern (Doppelpfeil), die in den Faserstrang münden.

Im folgenden bespreche ich **Struktur** und **Ultrastruktur** der Ästheten der drei von mir untersuchten Arten. Dabei wurden einerseits Semidünnschnitte, andererseits REM - Präparate und Ultradünnschnitte (TEM) ausgewertet.

2. Die Ästheten von Chiton olivaceus

2.1. Die Grobmorphologie

Die Ästheten von Chiton olivaceus sind relativ groß. Sie verbreitern sich von der etwa 10 μm messenden Basis rasch auf einen Durchmesser von ungefähr 35 μm und nehmen dann mehr oder weniger kontinuierlich in der Breite nach oben hin ab, bis auf ungefähr 10 μm . Insgesamt besteht ein Ästhet aus etwa 45 - 55 Zellen; dieser Wert basiert auf der Auszählung der Kerne in Totalpräparaten. Die Länge der Ästheten ist sehr verschieden; sie liegt meist zwischen 150 und 220 μm . Längere und kürzere Ästheten kommen ohne feste Regel nebeneinander vor. Bei den längeren Ästheten ist der Ästhetenkörper vergrößert; manchmal wirkt sein basaler Teil auffällig aufgebläht. Insgesamt gesehen sind die Ästheten dieser Art ausgesprochen variabel.

Die Hauptkappe hat seitlich eine Dicke von maximal 24 μm . Zentral ist sie proximal stark eingebuchtet. In Semidünnschnitten erscheint sie längsgestreift.

Die Mikrästheten zweigen etwa bei drei Viertel der Ästhetenlänge seitlich ab. Ein Mikrästhet besteht aus folgenden Abschnitten: Im Negalästhet liegt der Basalteil mit dem Perikarium (Querschnitt des Basalteils etwa 13 μm). Darauf folgt der circa 20 μm lange und 3 - 4 μm breite Armteil, der in den kugelförmigen Kopfteil übergeht (Durchmesser circa 8 μm). Die Nebenkappe ist viel flacher als die Hauptkappe; sie mißt peripher etwa 7 μm und zentral etwa 2 μm . Schon im Lichtmikroskop sieht man, daß verschiedene physiologische Zustände vorkommen. Zwei Extreme sind zu beobachten: In vielen Fällen, aber nicht bei jungen Ästheten, sind Mikrästheten stark vakuolisiert. Zwischen diesem Typ und Formen, die keine größeren Vakuolen aufweisen, gibt es Übergangsstadien. Beide Mikrästhetentypen können am selben Ästheten vorkommen. Zu ihrer Differenzierung eignet sich besonders die Färbung mit basischem Fuchsin; die Färbung mit Mallory's Azur II Methylenblau bringt weniger gute Ergebnisse.

Die vier bis neun Sekretzellen sind bei Chiton olivaceus außerordentlich variabel. Zur Unterscheidung der Typen eignet sich besonders die Färbung mit Mallory's azur II Methylenblau. Zwar sind sie auch mit basischem Fuchsin zu erkennen, allerdings kann man sie dann oft nicht so eindeutig einordnen. Aufgrund folgender Kriterien unterscheide ich zehn Typen von Sekretzellen: Zellgröße, Größe der Sekrethschollen, Abstand der Schollen untereinander, Anfärbbarkeit der Schollen und ihr Farbton.

Am häufigsten sind große (bis 120 μm lange und 15 μm breite) Sekretzellen (Typ IV; die einzelnen Typen werden auf S. 78 zueinander in Verbindung gebracht), deren Schollen (1 - 5 μm) sich dunkelblau anfärben. Sie fehlen den ganz neu gebildeten Ästheten, sind aber sonst regelmäßig in allen Ästheten zu finden; meist beträgt ihre Anzahl vier pro Ästhet. Die Schollenform und -größe ist in fast allen Bereichen der Zelle gleich; nur ganz distal können die Schollen größer sein.

Ein anderer, kürzerer und schlanker Typ von Sekretzellen (Typ III) besitzt etwas kleinere Schollen. Diese färben sich unterschiedlich stark an und erscheinen hellblau bis dunkelultramarin. Die Färbung hängt nicht von der Schollengröße ab. Diese Sekretzellen sind weit weniger häufig als Typ IV; einer großen Zahl von Ästheten fehlen sie.

Bei anderen Sekretzellen (Typ II), die ähnlich aussehen, sind die Schollen kleiner und zeigen einen Stich in's Violette; sie können recht hell sein. Während die Schollen von IV und III dicht beieinander liegen, besitzt II einen gut ausgebildeten Plasmabereich zwischen den Schollen.

In sehr vielen Fällen besitzen Ästheten eine bis zwei mittelgroße Zellen (Typ V; etwa 53 μm lang und zwischen 2,5 und 6 μm breit), deren Schollen (0,8 - 2 μm) stark dunkelblau werden. Die Schollen liegen in hellen Bezirken,

die zwischen ein und fünf μ m groß sind und direkt aneinander grenzen. Bei ganz jungen Ästheten kommt dieser Zelltyp nicht vor.

Gelegentlich findet man Zellen mittlerer Größe (etwa 40 μ m lang) mit kleinen Schollen (circa 1 μ m; Typ IX). Diese erscheinen himmelblau. Sowohl die Schollen von Typ V als auch von Typ IX können helle Stellen aufweisen.

Bei fast allen Ästheten gibt es mittelgroße bis kleine Zellen (Typ VI, VIII und X = SeZl, die Unterscheidung der Typen ist an dieser Stelle unwichtig und bezieht sich auf die Größe der Zellen und die der Schollen), deren Schollen sich nicht anfärben lassen. Der Umriß der Schollen ist oft sehr unregelmäßig. Ihre Größe variiert etwas; meist beträgt sie zwischen 1 und 4 μ m.

Häufig besitzt ein Ästhet kleine Sekretzellen (SeZk, Typ VII), die in ihrem Inhalt dem Typ IV entsprechen. Er kann aber auch etwas heller sein.

Die Typen III und IV findet man im gesamten Bereich des Megalästheten, V - X fast ausschließlich im Makrästhet, Typ II - III in der Regel im Ästhetenkörper.

Im Ästhetenkörper liegen bei jungen Ästheten meist vier Sekret b i l d u n g s z e l l e n (= Sekretzellen vom Typ I). Sie haben sehr helle Schollen, die auf den distalen Zellabschnitt konzentriert sind.

Bei allen untersuchten Tieren fand ich die erwähnten Typen. Daneben kommen gelegentlich weitere Formen vor, auf deren Darstellung hier verzichtet wird.

Die Zentralzellen (ZZ) sind mit ganz wenigen Ausnahmen in allen Ästheten festzustellen. Ihre Anzahl beträgt zwischen zwei und acht. Die Kerne liegen etwas oberhalb der Grenze von Makrästhet und Ästhetenkörper.

Auch im peripheren Bereich des Megalästheten findet man mehrere Zelltypen: Einmal die Wandzellen, die vor allem im Makrästheten und im proximalen Teil des Ästhetenkörpers gut ausgebildet sind. Sie sind in ihrem Erscheinungsbild variabel und weisen gelegentlich kleine dunkle Granula auf. An der Seite des Ästheten, die der Schalenkante zugewandt ist, liegen im oberen Abschnitt des Ästhetenkörpers mehrere Sehzellen (SZ). Sie lassen dort den Ästheten häufig wie ausgebuchtet erscheinen. Vereinzelt lösen sie sich etwas aus dem Verband des Megalästheten. In anderen Fällen füllen diese dann sehr stark entwickelten Zellen einen Großteil des Raumes im distalen Bereich des Ästhetenkörpers aus. Dort werden die Sekretzellen an die Peripherie gedrängt. Daneben gibt es Ästheten, deren Sehzellen nur wenig Raum einnehmen. Auf der Ästheteninnenseite grenzen die Sehzellen an Sekretzellen, nach außen werden sie, bis auf ihren distalen Bereich, von Wandzellen umgeben. Im mittleren Bereich des Ästhetenkörpers finden wir peripher etwas größere, hell erscheinende Zellen, die Lateralzellen (LZ).

Der basale Teil des Megalästheten ist äußerst variabel, sowohl was seine Größe als auch die in ihm vorkommenden Zellen und Strukturen anbelangt. In seinem Zentrum verläuft ein Bündel von Fasern, die nach proximal ziehen. Mit einer deutlichen Einschnürung mündet der Ästhet in den Faserstrang.

Abbildung 16 zeigt ein schematisiertes Bild eines Ästheten von Chiton olivaceus.

Abb. 16: Schematisierter Längsschnitt durch einen Ästheten von Chiton olivaceus.
AV autophagische Vakuolen in einer Sehzelle, FS Faserstrang, HK Hauptkappe, HZ Hüllzelle, LZ Lateralzelle, MiZ Mikrästhetenzelle, NK Nebenkappe, SeBZ Sekretbildungszelle, SeZ Sekretzelle, SeZH Sekretzelle mit "Hofschollen", SeZL "leere" Sekretzelle, SZ Sehzelle, WZ Wandzellen, ZZ Zentralzellen.



2.2. Die Feinstruktur

2.2.1. Die Hauptkappe

Beim Studium der Hauptkappen ist es im Hinblick auf die Funktion der Ästheten wichtig, festzustellen, ob die Porenkanäle, die man in REM - Aufnahmen von unbehandelten Platten beobachtet, die Kappe in voller Länge durchziehen. Sowohl Bruchstücke unbehandelter Schalen (Abb.17) als auch entkalkte Schnitte (Abb.18) im REM zeigen, daß das der Fall ist. Es besteht kein Unterschied zwischen entkalkten und nicht entkalkten Kappen. Das schließt die Möglichkeit aus, daß ein Kalkskelett in die Hauptkappe eingebaut sein könnte. In TEM - Aufnahmen sind die Poren fast immer distal offen, viel häufiger als man das auf REM - Bildern sieht. 0,5 - 2 μ m vor der proximalen Fläche der Hauptkappe enden die Poren in einem dichten Netzwerk von Filamenten. Im Zentrum der Kappe ist dieses Geflecht dünner als in der Peripherie. Es gibt zwei Typen von Filamenten: schmalere (circa 17 nm) und dickere (etwa 80 nm). Die Maschen dieses Netzwerkes sind sehr eng und betragen oft nur 15 nm. An manchen Stellen allerdings sind sie doppelt so groß (s. a. Abb. 42).

Unterhalb dieses Netzwerkes sieht man bei manchen Kappen in TEM - Aufnahmen eine bis drei 30 - 60 nm dicke Schichten, die aber in sich nicht kontinuierlich, sondern an vielen Stellen durchbrochen sind.

In allen untersuchten Fällen war die Kappenstruktur ähnlich, obwohl die Region unterhalb der Kappe sehr unterschiedlich ausgebildet sein kann.

Bei vielen Ästheten enthalten die Porenkanäle, und zwar in konzentriertem Maß auf der proximalen Seite der Hauptkappe, granuliertes Material, manchmal auch kleine vesikelähnliche Gebilde. In REM - Aufnahmen sind sie nicht zu sehen; wahrscheinlich werden sie durch die Präparation entfernt. Vielleicht sind es leichtflüchtige Substanzen, die beim Evakuieren verschwinden. Bei anderen Ästheten findet man auf TEM - Bildern in den Kappenporen keine besonderen Strukturen.

2.2.2. Die Sekretzellen

Auf die Sekretzellen bin ich bereits ausführlich im letzten Abschnitt eingegangen; hier beschränke ich mich auf die Darstellung der Feinstruktur der wichtigsten Typen.

Große Sekretzellen (Typ IV) nehmen bei allen, außer bei ganz jungen Ästheten, den meisten Raum ein. Sie sind mit elektronendichten Schollen gefüllt (Abb.19). Diese in etwa rundlichen Schollen bestehen aus einer gleichmäßig granulierten Matrix, in die verstreut elektronendichte Granula eingelagert sein können. Die Schollen werden von einer einfachen oder doppelten Membran umgeben. Oft findet man zwischen ihnen im Zytoplasma stark granuliertes endoplasmatisches Retikulum, elektronendichte kleine Granula, freie Ribosomen und Glycogen. Proximal in der Zelle liegt in einem relativ homogenen Plasmabezirk der ovale bis tropfenförmige Kern (Durchmesser $4,5 \mu\text{m}$). Sein Chromatin ist stark kondensiert und auf die Peripherie konzentriert. Manchmal kann in Kernnähe granuläres ER vorhanden sein.

Gelegentlich sieht man in diesen Zellen hellere Bezirke, die den Raum von drei bis fünfzehn Schollen einnehmen. (Diese Stellen sind auch in Semidünnschnitten zu sehen.) In der feingranulierten Matrix findet man dort Vesikel und kleine Lamellengebilde.

Im distalen Teil der Zellen beobachtet man oft ein Zusammenfließen der Schollen zu größeren Einheiten. Anhand von Zwischenstadien läßt sich dieser Vorgang rekonstruieren: zunächst bilden sich zwischen den Schollen eine Anzahl von 20 nm breiten Brücken aus; dort fusionieren die Membranen. Diese Brücken werden dann immer breiter, bis nur noch kleine vesikelartige Plasmareste in der nun großen Scholle liegen. Diese verschwinden bald.

Seitlich sind die Sekretzellen häufig, vor allem im distalen Bereich, durch Mikrotubuli verstärkt, die zum Teil

winkelversetzt verlaufen. Am distalen Zellende beobachtet man manchmal lange, dichtgedrängte Mikrotubuli, die nach distal ziehen (Abb.20). Proximal bildet jede Sekretzelle eine Faser aus, die in den Faserstrang zieht (Abb.21).

Die Schollen des Zelltyps V sind sehr elektronendicht. Jede Scholle wird von einem hellen, unstrukturierten Hof umgeben (Abb.22), der durch eine Membran begrenzt ist. Die Schollen selbst besitzen keine Membran. Im proximalen Bereich der Zelle liegt ein etwa 3,5 µm breiter Kern mit dichtem Chromatin. Distal geben diese Zellen oft membranbegrenzte Vesikel von 100 - 600 nm Durchmesser ab. Ihr Inhalt ist hell und erscheint unstrukturiert. Sie sind auch im Gebiet unterhalb der Hauptkappe bis an die proximale Kappenfläche hin zu finden, allerdings nur, wenn Zelltyp V ebenfalls Vesikel aufweist.

Die Sekretzellen von Typ VI gleichen denen von Typ V. Lediglich die Schollen in den Höfen fehlen. Zwischen diesen Höfen sind Plasmareste vorhanden (Abb. 23).

Die kleinen Sekretzellen im distalen Ästhetenabschnitt entsprechen in ihrer Feinstruktur den Typen IV oder VI.

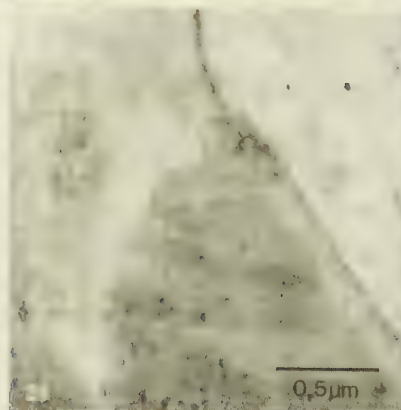
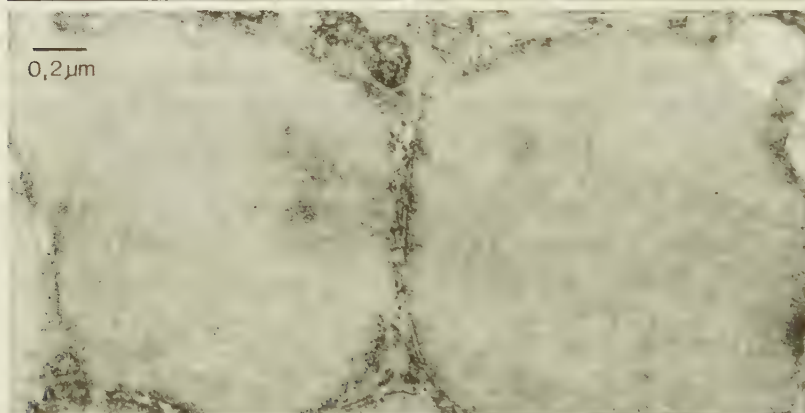
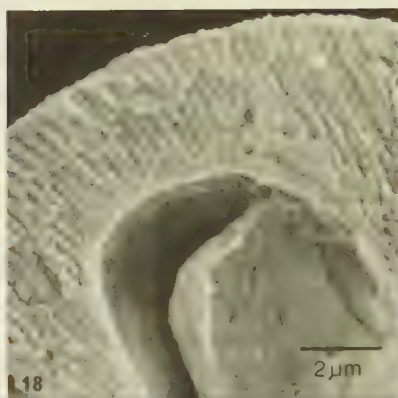
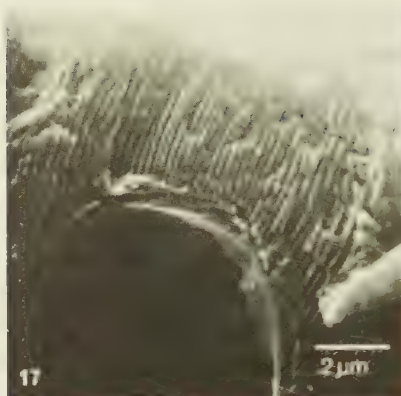
Abb.17: Chiton olivaceus, unbehandelte Schale, Bruch durch die Hauptkappe.

Abb.18: Chiton olivaceus, Schnitt (entkalktes Präparat) durch die Hauptkappe.

Abb.19: Chiton olivaceus, Längsschnitt durch den mittleren Ästhetenbereich, Schollen einer Sekretzelle vom Typ IV.

Abb.20: Chiton olivaceus, Längsschnitt durch den distalen Ästhetenbereich; Ende einer Sekretzelle (Typ IV) mit zahlreichen Mikrotubuli.

Abb.21: Chiton olivaceus, REM - Aufnahme einer Sekretzelle vom Typ IV, F Faser, Sch Schollen.



2.2.3. Die Sekretbildungszellen

Die Sekretbildungszellen (Typ I) weisen eine deutliche zonale Gliederung auf: distal liegen Schollen, nach proximal finden wir nacheinander eine Golgi- und eine ER - Region. In dieser liegt auch der Kern. Bei älteren Ästheten sind die beiden proximalen Zonen meistens stark eingeschränkt; in vielen fehlt dann dieser Zelltyp auch völlig. Bei jungen Ästheten ist er immer gut ausgebildet.

Der etwa 5 μm große rundliche Kern besitzt einen deutlichen Nucleolus; das Chromatin ist nur wenig kondensiert. Der Kern wird von einem stark ausgeprägten granulären endoplasmatischen Retikulum umgeben (Abb.24), das zum Teil riesige Zisternen aufweist (bis 2 μm breit), die in manchen Fällen das zwischen ihnen gelegene Zytoplasma auf kleine Bereiche zurückdrängen. Der Inhalt der großen ER - Zisternen ist feingranuliert und von mittlerer Elektronendichte. Häufig sieht man in dieser Zellregion weitere membranbegrenzte Bezirke von etwa 1 μm Durchmesser, die mit locker verstreuten dunklen Granula gefüllt sind. Diese Bezirke lagern sich an die ER - Zisternen an. Im Zytoplasma liegen, meist längsorientiert, zahlreiche Mitochondrien, außerdem freie Ribosomen.

In einem Bereich oberhalb dieser ER - Region bilden sich in der Regel ein bis einige komplexe Golgiapparate von 1,5 - 7 μm Durchmesser aus (Abb.25). Serienschnitte lassen erkennen, daß jeder dieser Golgikomplexe aus einer kugelförmigen Ansammlung von Dictyosomen aus jeweils einem Stapel von etwa sieben übereinanderliegenden Zisternen besteht. Diese sind, von den beiden ersten auf der Bildungsseite (Kugelaußenseite) abgesehen, von relativ elektronendichtem, granulärem bis flockig erscheinendem Material ausgefüllt. Zwischen dem ER - auch um die Golgiregion herum liegt noch gut ausgebildetes granuläres ER - und der Bildungsseite der Dictyosomen findet man zunächst kleinere (50 nm), in Golginähe größere (80 nm) transition vesicles, die am Golgiapparat flacher werden,

miteinander verschmelzen und sich dann den Stapeln anlagern. Die kleineren transition vesicles haben einen elektronendichteren Inhalt als die größeren.

Innerhalb der Golgikugeln liegen membranbegrenzte Bezirke, die von den ER - Zisternen strukturell nicht unterschieden werden können. Die seitlich von den Dictyosomen abgegebenen etwa 70 nm großen Golgivesikel verschmelzen mit diesen Bezirken. Sowohl hier, als auch oberhalb des Golgibereiches - auch dort gibt es solche Gebiete - findet man außerdem Bezirke mit elektronendichten Granula, wie ich sie bereits bei der Besprechung der ER - Region erwähnt habe. Oberhalb der Golgi-region verschwinden die Membranen zwischen ihnen und den anderen vorgestellten Bezirken, offensichtlich vermischen sich die Inhalte, und es bilden sich nach und nach Schollen, die denen der Sekretzellen vom Typ IV ähnlich, aber kleiner und heller sind. Der distale Teil der Sekretbildungszellen ist mit solchen Schollen angefüllt. Sekretzellen vom Typ II besitzen genau gleich aussehende Schollen, aber kaum ER - und Golgi - Bereiche.

2.2.4. Die Zentralzellen

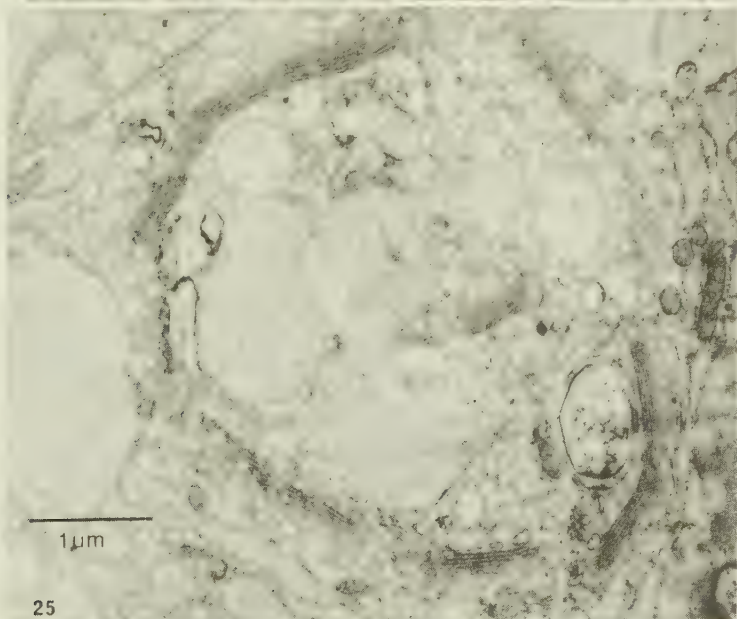
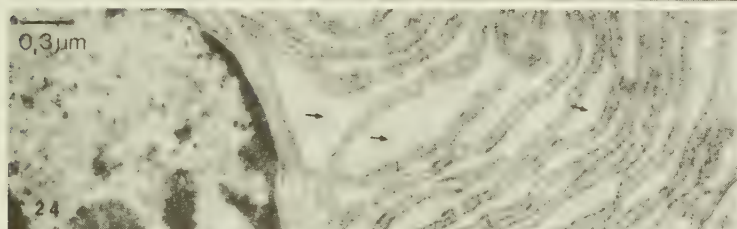
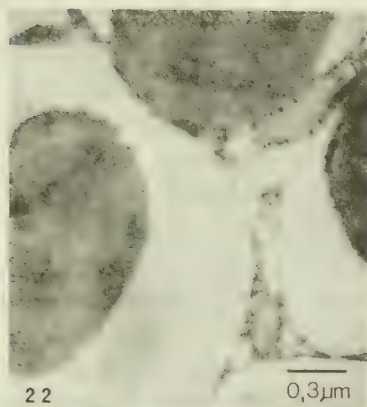
Die Struktur der Ästheten von Chiton olivaceus ist recht variabel. Das gilt besonders für den Bereich, in dem die Zentralzellen liegen.

Abb.22: Chiton olivaceus, Längsschnitt durch den distalen Ästhetenabschnitt. Sekretzelle vom Typ V.

Abb.23: Chiton olivaceus, distaler Ästhetenabschnitt, Längsschnitt. Sekretzelle vom Typ VI.

Abb.24: Chiton olivaceus, Längsschnitt durch den unteren Ästhetenabschnitt. Sekretbildungszelle, ER - Region. Das Zytoplasma zwischen den ER - Zisternen (Pfeile) ist zurückgedrängt.

Abb.25: Chiton olivaceus, Querschnitt durch den Golgibereich einer Sekretbildungszelle.



Die Zentralzellen sind im Normalfall sehr dünn; ihr Durchmesser liegt meist unter 2 μm und beträgt in manchen Querschnitten nur 0,5 μm . In TEM - Aufnahmen erscheint das Plasma hell und enthält eine größere Anzahl von Mikrotubuli und einige Mitochondrien, die mehr im distalen Teil konzentriert sind. Der langgestreckte Kern besitzt einen deutlichen Nucleolus. Oft verbreitern sich die Zellen distal und enden unterhalb der Hauptkappe in zahlreichen, unregelmäßig verteilten Mikrovilli. Cilien konnten nicht beobachtet werden.

In anderen Fällen fehlen die Mikrovilli; dann findet man im Bereich unterhalb der Kappe Mitochondrien, granuläres ER und helle Vesikel unterschiedlicher Größe. Bei wieder anderen Ästheten kontrastiert sich das Plasma sehr dunkel; neben zahlreichen Mitochondrien enthalten diese Zellen viele dunkle Granula von etwa 0,8 μm Durchmesser. Distal gleichen sie dem eben erwähnten Typ.

Alle diese Zellen bilden proximal jeweils eine Faser aus.

Im Makrästheten findet man manchmal Zellen, die offenbar abbauende Funktion haben. Ihr Kern hat nur wenig kondensiertes Chromatin, das Zytoplasma enthält neben zahlreichen Mitochondrien, granulärem ER, Golgiapparaten und Glycogen Lamellenkörper und autophagische Vakuolen.

2.2.5. Die Sehzellen

Bei den Sehzellen von Chiton olivaceus können in den meisten Fällen von distal nach proximal drei Zonen klar unterschieden werden: das Rhabdomer, das Zwischenstück und das Perikarium. Wandzellen umgeben die beiden letzten Abschnitte an der Ästhetenaußenseite.

Das Rhabdomer besteht aus zentral dicht, peripher lockerer gepackten Mikrovilli von 0,05 (peripher) bis 0,1 μm

(zentral) Durchmesser. Abgesehen von Stellen, wo zehn bis vierzehn Mikrovilli kurze Strecken parallel verlaufen, zeigen sie keine besondere Orientierung (Abb.26). In den Mikrovilli liegen verstreut unregelmäßig geformte Granula (15 nm groß). Im Rhabdomer findet man manchmal auch Lamellenkörper von 0,4 - 0,8 μ m Durchmesser, die sich aus drei bis acht etwa konzentrisch angeordneten Membranen zusammensetzen. BOYLE (1974) fand ähnliche Gebilde in Mikrovillengebieten der Astheten von Lepidochitona cinctus¹. Obwohl ich viel Material untersuchte, konnte ich im Rhabdomer nie Cilien finden.

Die Mikrovilli entspringen dem Zwischenstück, das sich distal sehr stark bis auf einen zentralen baumstumpf-förmigen Bezirk verengt. Dieser Bereich und der proximal anschließende breite Teil des Zwischenstücks ist durch dicht gepackte flache, membranumhüllte Zisternen charakterisiert (Abb. 27). Die sich gelegentlich verzweigenden Stapel dieser Hohlräume bilden wahrscheinlich ein ausgedehntes Zisternensystem. Sieben bis siebzehn solcher Zisternen liegen übereinander. Ihr Lumen beträgt in der Stapelmitte etwa 20 nm, seitlich nimmt es etwas zu. Häufig besteht eine enge Verbindung dieser Membrangebilde mit dem granulären ER; es geht gelegentlich direkt in dieses über. Man kann daher annehmen, daß sie einen Typ von agranulärem ER darstellen. Im Zytoplasma findet man viele helle Vesikel; manchmal kann man beobachten, wie sie sich seitlich von den Membranstrukturen abschnüren. Gehäuft treten im Zwischenstück Mitochondrien auf. Sie enthalten regelmäßig dunkle Granula von etwa 17 nm Durchmesser. In der Längsrichtung der Zelle verlaufen zahlreiche Mikrotubuli bis nahe zu den Mikrovilli. Außerdem findet man immer multivesikuläre Körper von 0,5 - 1 μ m Durchmesser.

¹ HAAS und KRIESTEN (1978), die diese Gebiete als Mikrovilli von Sehzellen identifizierten, erwähnen dagegen keine derartigen Lamellenkörper.

Der Kern liegt im unteren Abschnitt der Zelle. Sein Durchmesser beträgt 3,5 bis 5 μm . Das Chromatin ist nur wenig kondensiert. Auffällig ist der große Nucleolus. In Kernnähe finden sich Mitochondrien, freie Ribosomen, etwas granuläres ER und meist ein Golgiapparat, der sich deutlich von den Membrangebilden des Zwischenstücks unterscheidet. Außerdem enthält das Plasma verstreute Vesikel und Granula verschiedener Größe, manchmal auch größere Lamellenkörper und autophagische Vakuolen (bis 4 μm groß). Basal bildet die Sehzelle eine Faser aus, die zweifellos ein Neurit ist.

Die Wandzellen, die das Zwischenstück distal begrenzen und am Beginn des Rhabdomers eine irisblendenartige Struktur bilden - sie sind dort oft nur 0,75 μm dick - enthalten Mitochondrien und manchmal gehäuft Granula. Wo in diesem Gebiet zwei Wandzellen aneinandergrenzen, können sich etwa 1 μm große, von mehreren Doppelmembranen umhüllte Vesikel ausbilden.

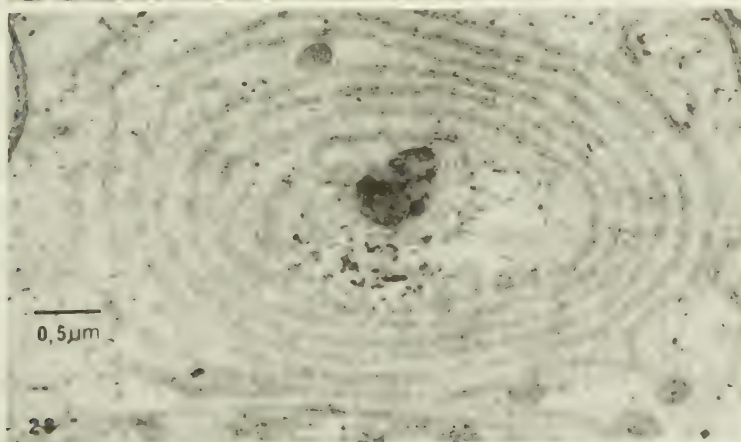
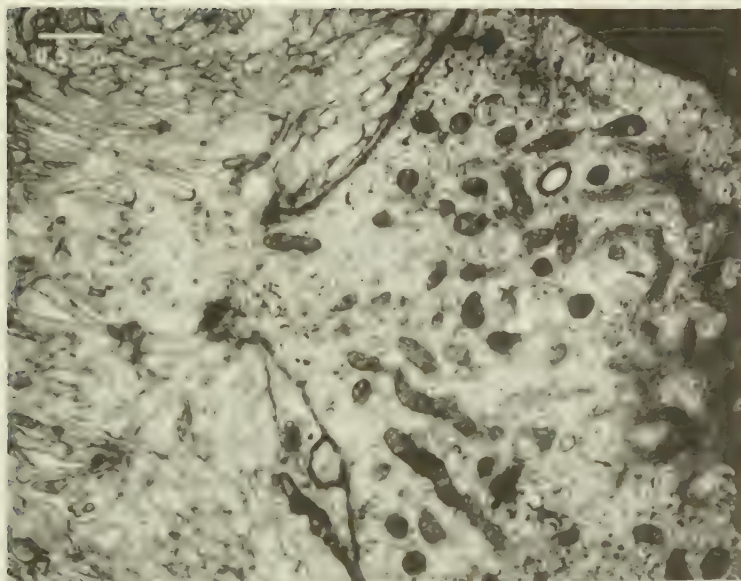
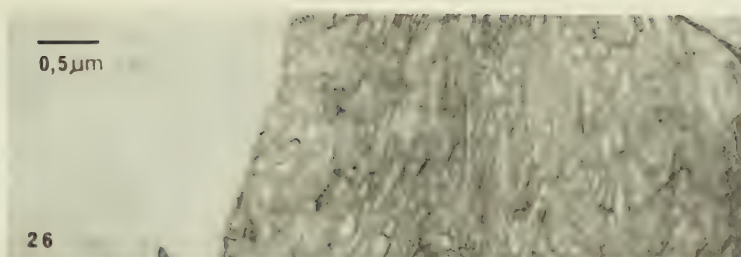
2.2.6. Die Lateralzellen

Im mittleren Abschnitt des Ästhetenkörpers kommen häufig Zellen vor, die zwar lichtmikroskopisch von großen Wandzellen nicht zu unterscheiden sind, in ihrer Feinstruktur aber von diesen wesentlich differieren. Ich nenne sie Lateralzellen. Im Querschnitt durch den Ästheten fallen sie durch große, konzentrisch verlaufende Ringe von

Abb.26: Chiton olivaceus, Längsschnitt durch eine Sehzelle. Bereich des Rhabdomers.

Abb.27: Chiton olivaceus, Zwischenstück einer Sehzelle mit Mikrotubuli, Membranstrukturen (Pfeil) und zahlreichen Mitochondrien. Oben im Bild beginnt das Rhabdomer.

Abb.28: Chiton olivaceus, Querschnitt durch eine Lateralzelle mit ringförmig angeordnetem granulärem ER.



granulärem ER auf (Abb.28). Die ER - Lumina haben einen gleichmäßigen Durchmesser von etwa 30 nm. Das Zytoplasma enthält Mitochondrien, freie Ribosomen und Glycogen. Der Kern liegt im distalen Zellabschnitt.

2.2.7. Die Wandzellen

Die Wandzellen umgeben, von einigen wenigen Stellen, z.B. dem Gebiet der Rhabdomere der Sehzellen abgesehen, den gesamten Megalästheten als eine dünne, 60 nm bis 3,5 μ m messende Schicht. Sie ist im mittleren Abschnitt des Ästheten besonders schwach ausgebildet, obwohl sie auch hier oft aus zwei Zellagen besteht. Häufig sind starke Einfaltungen in andere Zellen hinein zu beobachten. An vielen Stellen weisen die Wandzellen gegen die Schalensubstanz hin mikrovilliähnliche Fortsätze auf. Der Kern ist flach und meist weniger als 1 μ m dick. Das Zytoplasma enthält verstreut gut ausgebildete Mitochondrien, oft auch zusammengesetzte Glycogengranula, außerdem gelegentlich membranbegrenzte, circa 300 nm große elektronendichte Granula.

Die Wandzellen des proximalen Ästhetenbereichs sind anders gestaltet. Sie werden mit den Strukturen des basalen Ästhetenabschnitts besprochen (S. 44).

2.2.8. Die Mikrästheten

Die unterschiedlichen Erscheinungsformen der Mikrästheten wurden bereits weiter oben angesprochen (S. 26). Nun gehe ich auf die Feinstruktur ein. Bei denjenigen Mikrästheten, die keine Vakuolisierung zeigen, enthält das Zytoplasma der Mikrästhetenzelle gleichmäßig in allen Bereichen eine große Zahl von Mitochondrien; das Grundplasma ist granuliert und von mittlerer Elektronendichte. Basal liegt der Kern; er ist relativ groß (etwa 9 μ m) und weist einen deutlichen Nucleolus auf. In der Nähe des Kerns findet man regelmäßig Lamellenkörper und autophagische Vakuolen. Proximal bildet der Mikrästhet eine Faser aus.

Im Armteil verlaufen zwischen den Mitochondrien zahlreiche Mikrotubuli bis in den Kopfteil hinein. Nahe der Basis liegen meist mehrere Golgiapparate, die helle, 100 - 200 nm große Vesikel abgeben. Außerdem kommen regelmäßig etwa 50 nm breite tubuläre Gebilde vor.

Der Kopfteil zeigt ein sehr ähnliches Erscheinungsbild. Unter der Nebenkappe werden Mikrovilli ausgebildet (Abb.29), die der Kappe dicht anliegen.

Bei anderen Mikrästheten beobachtet man eine mehr oder weniger starke Vakuolisierung des Kopfteils (Abb.30) und im Extremfall selbst des Arms und des Basalteils. Zunächst bilden sich kleine Vakuolen von etwa 1,5 μ m Durchmesser, die dann miteinander verschmelzen und mit dem Plasmalemma Kontakt aufnehmen; dieses verschwindet dort und es bildet sich ein extrazellulärer Hohlraum unterhalb der Nebenkappe, in den die Mikrovilli hineinragen.

Die Mikrästhetenzelle wird bis zum Kappenansatz hin von ein oder zwei Hüllzellen umgeben. Wahrscheinlich sind sie abgewandelte Wandzellen. Diese Schicht ist in Arm- und Kopfteil sehr dünn (0,1 - 1 μ m). Offenbar findet ein reger Stoffaustausch zwischen der Mikrästhetenzelle und den Hüllzellen statt. Denn man beobachtet häufig kleine Vorwölbungen der Membran sowohl der Hüllzelle in die Mikrästhetenzelle hinein als auch umgekehrt. Nahe der Zellgrenzen findet man von einer Doppelmembran umhüllte Vesikel, deren Inhalt von dem der Extrusionen nicht zu unterscheiden ist. Oft sieht man auch ausgedehnte Einfaltungen der Hüllzellmembran in die Mikrästhetenzelle hinein. Proximal besitzt die Hüllzelle einen mittelgroßen Kern mit gut ausgebildetem Nucleolus.

Die Nebenkappe hat bei beiden Typen von Mikrästheten die gleiche Struktur. TEM - Aufnahmen und REM - Bilder sowohl unbehandelter als auch entkalkter Präparate ergeben genau das gleiche Bild: Die mittlere Lage der Kappe, ein Bereich

von circa 1 μm Dicke, ist in regelmäßigen Abständen (70 nm) von Porenkanälen mit einem Durchmesser von etwa 130 nm durchsetzt (Abb.31). Sie enthalten in keinem Fall irgendwelche Partikel. Sowohl auf der proximalen als auch auf der distalen Seite wird die Kappe von einer kontinuierlichen homogenen Schicht abgeschlossen; diese ist an der Außenseite der Kappe etwa 0,4 μm , an der dem Zellkörper zugewandten Seite 0,1 μm dick. Die Nebenkappe enthält keine Aragonitbestandteile. Die gleiche Nebenkappenstruktur hat auch Chiton canariensis, d'Orbigny.

2.2.9. Die Strukturen im proximalen Teil der Ästheten

Recht unübersichtlich werden die Verhältnisse, wenn wir aus dem Bereich der Sekretzellen und der Sekretbildungszellen nach proximal gelangen und den 20 - 40 μm langen basalen Teil des Ästhetenkörpers untersuchen. Da ja dieser Abschnitt sehr variabel ist, mußte eine größere Anzahl von Ästheten bearbeitet werden, um Klarheit wenigstens über die regelmäßig vorkommenden Strukturen und Zellen und ihre gegenseitige Lage zu gewinnen.

Abb.29: Chiton olivaceus, Kopfteil eines Mikrästheten, Längsschnitt. Unterhalb der Kappe (Pfeil) werden Mikrovilli (Doppelpfeil) ausgebildet.

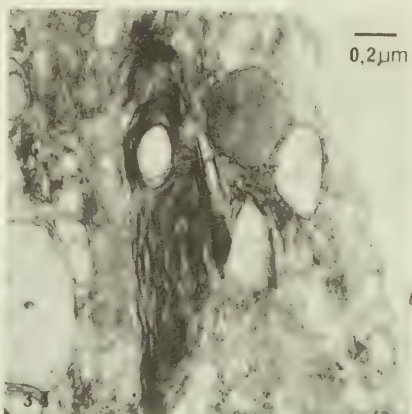
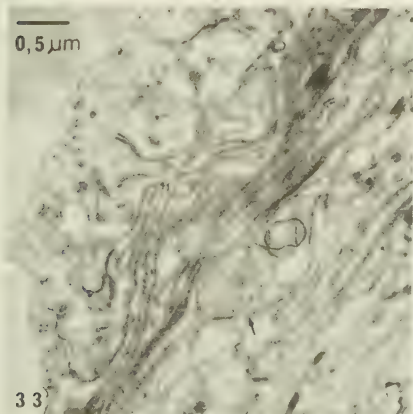
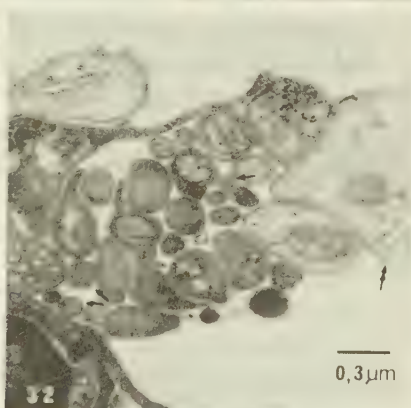
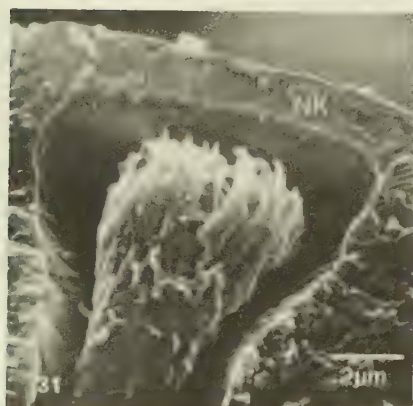
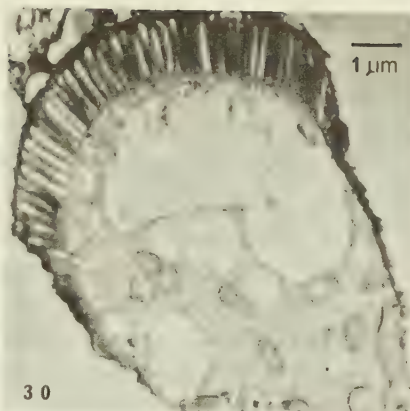
Abb.30: Beginnende Vakuolisierung im Kopfteil eines Mikrästheten.

Abb.31: Chiton olivaceus, REM - Aufnahme einer unbehandelten Schale. Der Mikrästhet ist geschrumpft. NK Nebenkappe.

Abb.32: Chiton olivaceus, Querschnitt durch den proximalen Ästhetenabschnitt. Neuriten (Pfeile), zwischen die Fortsätze weiterer Zellen eingelagert sind. Rechts Faser einer Sekretzelle (Doppelpfeil).

Abb.33: Chiton olivaceus, Längsschnitt durch den proximalen Ästhetenbereich. Stark gefaltete Wandzellen kurz vor dem Übergang in den Faserstrang. Häufig findet man hier Fortsätze, die Vesikel einschließen (Pfeil).

Abb.34: Chiton olivaceus, Lamellenkörper im proximalen Ästhetenbereich.



Generell überwiegen nahe der Basis der Sekret- und Sekretbildungszellen regelmäßig geformte Zellen, in deren relativ elektronenarmem Zytoplasma verstreut Glycogengranula eingelagert sind. Im weiteren Verlauf zum Faserstrang hin wird der Zellinhalt in der Regel immer elektronendichter.

Mehr oder weniger zentral verlaufen Fasern unterschiedlichen Aussehens. Ihre Zuordnung zu den einzelnen Zelltypen ist oft schwierig, zum Teil unmöglich. Die Ursache dieser Schwierigkeit ist die, daß viele Fasern, wie Längsschnitte zeigen, sowohl ihre Struktur als auch die Kontrastierungseigenschaften in ihrem Verlauf ändern.

Zunächst bilden viele (aber sicher nicht alle) proximalen Wandzellen Fortsätze aus. Sie sind meistens hell und enthalten zahlreiche Mikrotubuli, oft auch Mitochondrien. Diese Fortsätze können sich auch verzweigen. Das wurde bei den anderen Zelltypen nicht beobachtet.

Ebenfalls hell sind meistens die Fortsätze der Sekretzellen. Auch sie weisen Mikrotubuli auf, daneben Mitochondrien und granuläres ER. Gelegentlich findet man auch in ihnen Stapel von Zisternen (wohl agranuläres ER) und, wenn auch nur selten, dunkle Granula von etwa 0,5 μm Durchmesser. Nicht selten schwellen diese Fasern stellenweise stark an, sodaß ihr Durchmesser zwischen 0,7 und 3 μm variiert. Manchmal beobachtet man, daß eine Sekretzelle in eine recht dunkle Faser mündet.

Auf Querschnitten durch den proximalen Ästhetenbereich sind dreizehn bis fünfzehn Fasern getroffen, die zusammen eine Gruppe bilden und jeweils einen Durchmesser von 100 - 400 nm haben (Abb.32). Sie weisen meistens dicht gedrängte Mikrotubuli in einem Plasma mittlerer Elektronendichte auf. Zwei oder drei von ihnen sind relativ dünn und dichter von Mikrotubuli erfüllt als die anderen. Fortsätze benachbarter Zellen umgeben einzelne Fasern teilweise, aber nie ganz. Diese Fortsätze sind von den Fasern in einem Schnitt oft nicht zu

unterscheiden; Serienschnitte machen aber klar, daß es Ausläufer von Wandzellen sind, die sich ja verzweigen können. Eine eindeutige Zuordnung zu den Sehzellen, den Zentralzellen und/oder den Mikrästheten war nicht möglich.

Im Bereich der Fasern findet man außerdem immer auch Fortsätze, die Vesikel von etwa 170 nm Durchmesser und verstreut Mitochondrien enthalten. Der Inhalt dieser Vesikel ist von unterschiedlicher Elektronendichte (Abb.33). Es könnten neurosekretorische Fortsätze sein, wie sie auch BOYLE (1974) bei Lepidochitona cinereus fand.

Die Wandzellen des proximalen Ästhetenabschnitts sind sehr stark gelappt und miteinander nahe der Schalensubstanz durch Desmosomen verbunden. Der Interzellularraum hinter diesen Zellhaften ist häufig septiert. Im Normalfall ist das Zytoplasma von mittlerer Elektronendichte und besitzt Mitochondrien, granuläres ER und Glycogen. Der Kern ist meist langgestreckt und sehr flach. Häufig bilden diese Zellen gegen die Schalensubstanz hin mikrovilliähnliche Fortsätze aus.

Andere Wandzellen haben ein sehr dunkel erscheinendes Zytoplasma, aus dem die Mitochondrien und verschiedene Vesikel herausleuchten. An manchen Stellen weisen sie Ansammlungen von Glycogen auf. In anderen Zellen findet man von mehreren Doppelmembranen umhüllte Vesikel mit sehr stark variierendem Inhalt. Der gelappte Kern füllt den größten Teil dieser Zellen aus; er besitzt einen deutlichen Nucleolus.

Von der großen Anzahl der in den verschiedenen Wandzellen vorkommenden Lamellengebilden und Vesikel sei hier nur noch eine häufiger vorkommende Struktur angeführt, ein länglicher Lamellenkörper, der asymmetrisch eine kleine Vakuole umgibt (Abb.34). Von einfachen Vakuolen ohne Lamellenkörper bis zu derartigen Erscheinungsformen gibt es alle Übergangsstadien.

Jeder untersuchte Ästhet hatte in seinem basalen Bereich außerdem eine Reihe von Strukturen, die nicht regelmäßig gefunden wurden; ihre Darstellung würde in diesem Rahmen zu weit gehen.

3. Die Ästheten von Lepidopleurus cajetanus

3.1. Die Grobmorphologie

Die Ästheten von Lepidopleurus cajetanus sind im Prinzip so gebaut wie die von Chiton olivaceus. Sie bleiben kleiner (etwa 110 μm lang) und wirken gedrungener. Ihre größte Breite beträgt circa 30 μm . Ein Ästhet besteht aus 35 bis 40 Zellen.

Die Hauptkappe ist flacher, entspricht aber sonst in ihrer Form derjenigen von Chiton olivaceus.

Die Mikrästheten zweigen alle etwa auf gleicher Höhe ab. Sie ähneln denen von Chiton olivaceus, der Armteil ist aber kürzer und dünner, sodaß der Kopfteil angeschwollen erscheint. Manchmal sind sie vakuolisiert.

Ein Ästhet besitzt drei bis acht Sekretzellen, die sehr gut ausgebildet sind. Auch hier haben wir eine Reihe von Varianten; insgesamt findet man nicht so viele Formen regelmäßig vor, andererseits weist ein Ästhet mehr verschiedene Sekretzellen auf als die Ästheten von Chiton olivaceus, wo der Typ IV sehr stark dominiert.

Am häufigsten sind aber auch hier große Sekretzellen vom Typ IV. Im Gegensatz zur bisher besprochenen Art variieren die dicht gedrängten Schollen stark, sowohl was ihre Größe (1 - 4 μm) als auch ihre Anfärbbarkeit betrifft; Mit Mallory's Azur II Methylenblau werden sie in Semidünnschnitten hell- bis dunkelblau. Ähnlich stellen sich Sekretzellen der Typen II und III dar. Zellen vom Typ III sind ebenso groß

wie die von Typ IV, während Typ II kleiner bleibt. Alle drei Typen haben etwa die gleiche Schollengröße; die Schollen von II sind sehr hell, die von III intermediär gefärbt.

Distal kommen regelmäßig mittelgroße bis kleine Sekretzellen vor, deren Schollen sich nicht anfärben lassen und oft recht unregelmäßige Konturen zeigen. Sie entsprechen damit dem Typ VI von Chiton olivaceus.

In vielen Ästheten finden wir Sekretzellen mit Hofschollen wie im Typ V bei Chiton olivaceus. Die helleren Bezirke um die dunkelblauen Schollen werden durch blau angefärbtes Zytoplasma voneinander getrennt. Diese Bezirke sind ebenso wie die Schollen vom Typ VI ein wenig kleiner als die Schollen der Typen II bis IV.

Sekretzellen, die dem Typ IX von Chiton olivaceus entsprechen (mittelgroß, kleinere Schollen, mittel anfärbbar), sind bei Lepidopleurus cajetanus nicht selten, ganz im Gegensatz zu kleinen Sekretzellen (Typ VII von Chiton olivaceus), die fast nie gefunden werden konnten.

Die Zentralzellen sind bei Lepidopleurus cajetanus sehr gut ausgebildet; ein Ästhet besitzt etwa fünf von ihnen. Die Kerne liegen alle auf gleicher Höhe, etwa an der Grenze zwischen Makrästhet und Ästhetenkörper. Dort sind die Zellen stark verbreitert.

Die Wandzellen des mittleren Ästhetenbereiches sind stark abgeflacht, sonst aber gut entwickelt. Sehzellen kommen in der Peripherie des Ästhetenkörpers vieler Ästheten vor; sie liegen meist weiter proximal als diejenigen von Chiton olivaceus, sind aber nicht so sehr auf eine Seite des Ästheten beschränkt und lassen den Ästheten nie ausgebuchtet erscheinen.

Der Faserstrang ist relativ breit, manchmal bis zu einem Drittel

des Ästhetendurchmessers. Der Übergang vom Ästhet in den Faserstrang erfolgt allmählich.

Abbildung 35 gibt ein Bild eines Ästheten von Lepidopleurus cajetanus.

3.2. Die Feinstruktur

3.2.1. Die Hauptkappe

Die Hauptkappe von Lepidopleurus cajetanus kann aufgrund ihrer Struktur in zwei Zonen eingeteilt werden: In einen distalen Teil, der von Poren durchsetzt ist, und in einen basalen Teil, in dem Filamente überwiegen. Die Größe dieser Bezirke variiert bei den untersuchten Ästheten stark; ich konnte aber keine Relation zum Alter der Ästheten, ihrer Lage in der Schale oder der Ausbildung des Gebietes unterhalb der Kappe feststellen.

Die Poren sind in TEM - Aufnahmen distal offen. Nur bei Ästheten, wo das Periostrakum noch die Kappe bedeckt, ist das nicht der Fall. Die Porenkanäle variieren etwas in ihrer Weite; sie kommunizieren über zahlreiche feine Öffnungen miteinander. Die Anzahl dieser Öffnungen nimmt nach proximal zu. Dort gehen die Stege zwischen den Porenkanälen allmählich in ein Netzwerk von Filamenten über. Die Substanz zwischen den Porenkanälen ist von der der Filamente strukturell nicht zu unterscheiden; die Filamente entspringen aus ihr ohne scharfe Grenze.

Abb.35: Schematisierter Längsschnitt durch einen Ästheten von Lepidopleurus cajetanus.

F Fasern des Faserstranges, HK Hauptkappe, HZ Hüllzelle, MZ Mikrästhetenzelle, NK Nebenkappe, SeZ Sekretzelle, leZl "leere" Sekretzelle, SZ Sehzelle, WZ Wandzelle, ZZ Zentralzelle.



Es gibt zwei Typen von Filamenten; dickere (etwa 80 nm), die sich verzweigen und Anastomosen bilden, und dünnere (25 nm), die von den dickeren abzweigen und selbst kaum Verzweigungen aufweisen. Diese bilden nach proximal ein immer dichteres Gewirr. Der gegenseitige Abstand beträgt dort oft nur noch 10 nm; völlig geschlossen ist das Netzwerk aber sicher nicht.

Die Porenkanäle erscheinen meist leer, nur manchmal findet man in ihnen verstreut dünne Filamente. Anorganische Hartsubstanz ist nicht vorhanden.

3.2.2. Die Sekretzellen

Die Schollen der häufigen Sekretzellen des Typs IV wechseln in ihrer Elektronendichte ebenso stark wie in ihrer Anfärbbarkeit mit Mallory's Azur II Methylenblau. Typ II hat auch in TEM - Aufnahmen helle Schollen, die von Typ III sind intermediär. Die Schollen werden jeweils von einer Membran umgeben. In der Feinstruktur besteht kein Unterschied zwischen hellen und dunklen Schollen: Der Scholleninhalt ist feingranuliert und besitzt keine weiteren Strukturen wie z.B. Granula. Der tropfenförmige Kern (3,5 µm) liegt basal, sein Chromatin ist bei Typ IV stark kondensiert. Im Gebiet um den Kern findet man hier Reste von Golgiapparaten und Membranen, die degeneriertes ER darstellen könnten. Das Zytoplasma zwischen den Schollen ist relativ dunkel. Vor allem in der Peripherie der Zelle liegen darin Mitochondrien, Glycogen, helle Vakuolen, gelegentlich auch kleine aktive Golgiapparate. Ich fand weder seitlich noch distal Mikrotubuli wie bei Chiton olivaceus, auch ein Zusammenfließen der Schollen im distalen Bereich war nicht festzustellen.

Sekretzellen vom Typ II besitzen proximal einen deutlichen Syntheseparat. Granuläres ER und Golgiapparate sind gut, aber nicht auffällig ausgebildet, Golgikugeln

wie bei Typ I von Chiton olivaceus konnte ich nie beobachten. Die Golgivesikel werden von hellen Bezirken aufgenommen, die wahrscheinlich vom ER gebildet werden. Mehrere solcher Bezirke können verschmelzen. Der Übergang zu den fertigen hellen Schollen von Typ II ist fließend.

Die Schollengebiete von Zelltyp VI sind hell und unstrukturiert. Das wenige Plasma zwischen ihnen ist granuliert; die Membranen, die die Schollengebiete umgeben, stoßen aber meistens unmittelbar aneinander. Oft sind sie durchbrochen, in manchen Zellbereichen gibt es nur Reste von ihnen. Seitlich besitzt die Zelle einen Zytoplasmasaum von etwa 0,1 µm Dicke. Der Kern ist stark kondensiert und wird von relativ dunklem Plasma umgeben.

Distal ist diese Zelle offen, d.h. die Zellmembran und der Plasmasaum ist dort verschwunden (Abb.36). Die Schollengebiete und die distal außerhalb der Zelle gelegene Substanz sind gleich strukturlos und voneinander nicht zu unterscheiden. Die Membranen zwischen den Schollen verlieren sich dort im extrazellulären Raum; innerhalb wie außerhalb der Zelle findet man oft zahlreiche kleine Vesikel (50 - 500 nm) mit unterschiedlich kontrastiertem Inhalt.

Distal besitzen diese Zellen seitlich kurze Mikrovilli, wie sie auch bei Typ IV vorkommen. Manchmal erkennt man eine Zelle, die proximal dem Typ IV und distal dem Typ VI entspricht.

Auf weitere Typen von Sekretzellen will ich nicht eingehen. Die Zellen vom Typ V gleichen völlig denen von Chiton olivaceus; deshalb erübrigt sich hier ihre Darstellung.

Auch im Makrärstheten von Lepidopleurus cajetanus findet man zwischen den Sekretzellen häufig Zellen, die offenbar abbauende Funktion haben. Ihr Kern ist groß mit einem deutlichen Nucleolus, das Zytoplasma enthält helle Vesikel, Lamellenkörper und autophagische Vakuolen.

3.2.3. Die Zentralzellen

Der Durchmesser jeder Zentralzelle liegt zwischen 3 μm (Perikarium) und etwa 1,5 μm (distal). Distal bildet jede Zelle zahlreiche Mikrovilli und eine Cilie vom 9+2 - Typ aus (Abb.37). Nie konnte ich beobachten, daß eine Zelle mehr Cilien aufwies. Mikrovilli und Cilien haben keine besondere Ausrichtung, sondern verlaufen irregulär bis zur proximalen Fläche der Kappe. Die Mikrovilli enthalten verstreut kleine Granula.

Das Plasma ist meist hell und besitzt viele Mitochondrien und längs verlaufende Mikrotubuli. Distal findet man zahlreiche, etwa 0,3 μm große Vesikel, die von einer Elementarmembran begrenzt werden. Ihr Inhalt ist homogen und elektronenarm. Untereinander sind die Zentralzellen distal durch Desmosomen verbunden; dort ist der Interzellularraum proximalwärts septiert. Der Kern hat einen unregelmäßigen Umriss, der Nucleolus ist gut ausgebildet.

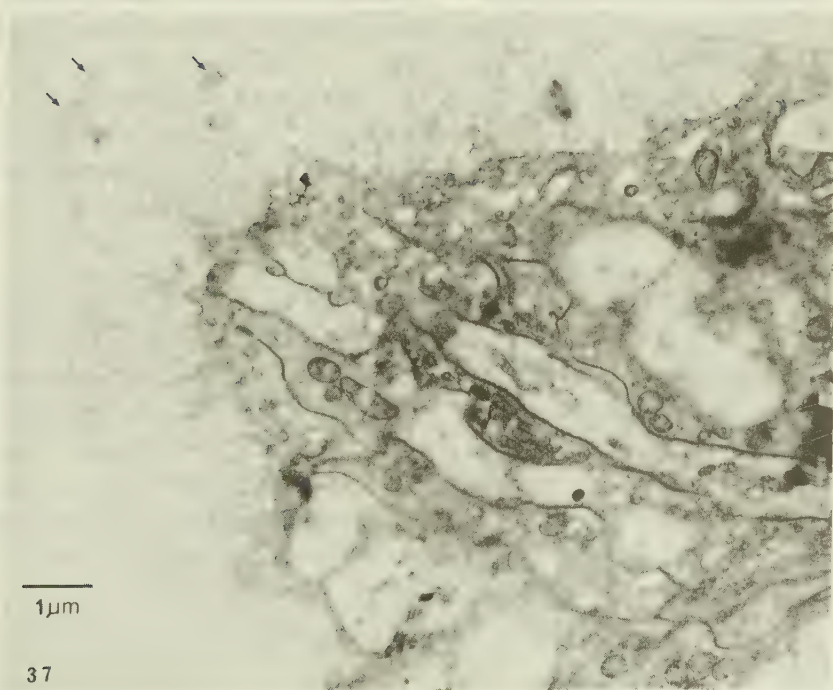
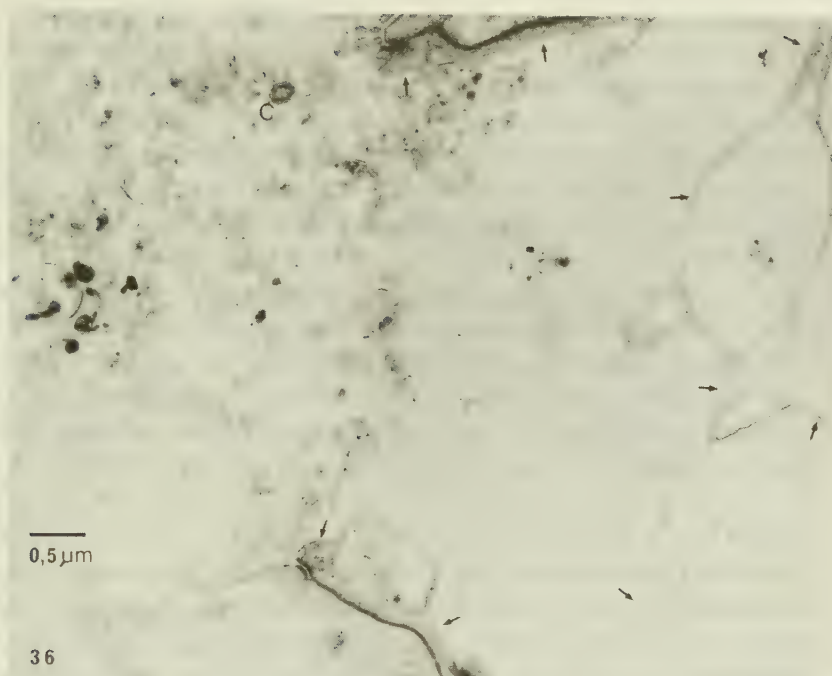
Manchmal findet man im zentralen Teil des Makrästheten Zellen, die den "Nebenzellen" von Chiton marmoratus (HAAS und KRIESTEN 1978) entsprechen könnten. Sie besitzen keine Cilie und haben im Zytoplasma keine Vesikel.

3.2.4. Die Sehzellen

Lepidopleurus cajetanus besitzt weniger Sehzellen als Chiton olivaceus, meist nur ein bis zwei pro Ästhet (bei Chiton olivaceus waren es zwei bis vier). In ihrer Struktur sind

Abb.36: Lepidopleurus cajetanus, distales Ende einer Sekretzelle vom Typ VI. Distal ist das Plasmalemma verschwunden. Pfeile: lateraler Plasmasaum und Plasmareste zwischen den Schollenbezirken. C Cilie einer Zentralzelle.

Abb.37: Lepidopleurus cajetanus, distales Ende von Zentralzellen. Pfeile: Cilien; MV Mikrovilli.



sie ähnlich: Man kann distal ein Rhabdomer und proximal den Zellkörper unterscheiden. Dieser ist nicht so gut gegliedert wie das bei Chiton olivaceus der Fall war.

Die Mikrovilli des Rhabdomers entspringen meist auf der gesamten distalen Seite des Zellkörpers; nur manchmal bilden Wandzellen wie bei Chiton olivaceus eine irisblendenartige Einschnürung. Das Plasma dieser Wandzellen ist relativ dunkel. Auch bei Lepidopleurus cajetanus zeigen die Mikrovilli der Sehzellen keine bevorzugte Ausrichtung. Distal sind sie etwas lockerer gepackt als zentral. Ihr Plasma ist von mittlerer Elektronendichte und enthält verstreut kleine Granula. Eine bis zwei Cilien (9+2 - Struktur) sind manchmal vorhanden.

Basal liegt der große Kern (6,5 μm); sein Chromatin ist nur wenig kondensiert. Der Nucleolus tritt deutlich hervor. Überwiegend im distalen Bereich des Zellkörpers findet man zahlreiche Mitochondrien, die dunkle Granula enthalten, Mikrotubuli, Glycogen und multivesikuläre Körper. Auch hier füllen Stapel von flachen, membranumhüllten Zisternen einen großen Teil des Zytoplasmas aus; sie sind gewellt und relativ lang (bis 8 μm). Wie bei Chiton olivaceus sind sie mit dem granulären ER verbunden. Das Zytoplasma weist auffällig viele helle Vesikel auf (40 - 170 nm). Sie werden von den Stapeln seitlich abgeschnürt.

3.2.5. Die Wandzellen

Die Wandzellen umgeben den Megalästheten als etwa 0,75 μm dünne Schicht aus ein bis zwei Zellagen. Im mittleren Abschnitt des Ästheten sind sie klein, manchmal fehlen sie dort sogar; proximal und distal hingegen werden sie recht breit. An vielen Stellen bilden sie gegen die Schalensubstanz hin kurze Mikrovilli aus. Gegeneinander sind die Wandzellen normalerweise stark gefaltet; zwischen ihnen sind distal Desmosomen ausgebildet.

Die Wandzellen sind auch in ihrer Feinstruktur sehr heterogen; verschiedene Typen lassen sich allerdings nicht gegeneinander abgrenzen. Die Wandzellen unterhalb der Kappe tragen distal kurze Mikrovilli. Hier schließen diese Zellen häufig Lamellenkörper und autophagische Vakuolen ein. Stellenweise enthalten sie auch viel Glycogen. Der rundliche bis flache Kern besitzt einen gut ausgebildeten Nucleolus.

Sowohl distal als auch proximal findet man Wandzellen, die Gruppen von elektronendichten rundlichen Granula von 400 nm bis 1,5 µm Durchmesser beherbergen. Diese werden jeweils von einer Membran begrenzt. In der Nähe dieser Granula liegen zahlreiche Mitochondrien, granuläres Er und ein aktiver Golgiapparat. Die Golgivesikel verschmelzen mit diesen Granula.

Die Wandzellen des unteren Abschnitts des Ästhetenkörpers und diejenigen, die den Faserstrang begrenzen, scheiden nach außen in die Schalensubstanz hinein eine bis zu 1,7 µm dicke Schicht aus regellos vernetzten Fasern ab. Einzelne dieser Fasern ziehen weit in die Schalensubstanz hinein.

3.2.6. Die Mikrästheten

Die Mikrästhetenzelle wird basal von Wandzellen umgeben, die zum Teil als Hüllzellen fungieren. Allerdings ist diese Hülle weit weniger gut ausgebildet als bei Chiton olivaceus. Bei Lepidopleurus cajetanus reicht sie meist nicht so weit nach distal; auch ist sie meistens breiter. Die Hüllzelle ist allgemein heller; sie steht mit der Mikrästhetenzelle über Einfaltungen in den Zellkörper hinein in Kontakt.

Auch bei Lepidopleurus cajetanus kann man eine Vakuolisierung in der Mikrästhetenzelle beobachten. Sie beginnt ebenfalls im Kopfteil, erfaßt aber nur selten den Bereich des Armes.

Der Kern ist groß (6 μm), sein Chromatin nur wenig kondensiert und sein Nucleolus gut ausgeprägt. Im Basalteil und im Arm liegen zahlreiche Mitochondrien, im Armteil viele Mikrotubuli und vereinzelt multivesikuläre Körper. Häufig findet man im Basalteil unregelmäßige, relativ dunkle Gebilde (bis zu 3 μm), die von einer Membran umgeben werden. Es könnte sich um eine Form von autophagen Vakuolen handeln. Unter der Kappe bildet die Mikrästhetenzelle kurze Mikrovilli aus.

Die Nebenkappe gleicht der von Chiton olivaceus. Die distale homogene Schicht ist 0,2 μm , die proximale 0,1 μm dick. Die Poren (Durchmesser 0,1 μm) haben einen gegenseitigen Abstand von 0,1 μm . Die Substanz der oberen und der unteren homogenen Schicht geht nahtlos in die Zonen zwischen den Porenkanälchen über. In diesen findet man nie irgendwelche Partikel.

Ist die Nebenkappe durch Organismen angegriffen, so findet man auf der Innenseite parallel zur Schalenoberfläche Schichten von wechselnder Dicke; die Nebenkappe kann so in manchen Fällen vollständig ersetzt sein.

3.2.7. Strukturen im proximalen Abschnitt des Ästheten

Der proximale Abschnitt des Ästheten ist bei weitem nicht so stark differenziert wie bei Chiton olivaceus. Die Wandzellen differieren kaum von den weiter distal gelegenen; manchmal besitzen sie ebenfalls dunkle Granula. Viele von ihnen bilden nach proximal einen Fortsatz aus, der meist aber nur kurz ist und sich verzweigen kann. Diese Fortsätze enthalten Mikrotubuli und Mitochondrien. Sehr ähnlich sehen die Fasern der Sekretzellen aus (Durchmesser circa 1,5 μm). Sie variieren nicht so stark wie bei Chiton olivaceus. Zentral verlaufen etwa 8 - 14 dünnere Fasern (Durchmesser etwa 0,4 μm), die sich dunkler darstellen und dicht mit Mikrotubuli erfüllt sind. Vereinzelt enthalten sie Mitochondrien. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um Neuriten. In Längsschnitten sieht man, wie sie seitlich oder zwischen den Sekretzellen nach distal ziehen.

Auch hier erwies sich eine eindeutige Zuordnung zu einem der Zelltypen als unmöglich; Serienschnitte machen aber sehr wahrscheinlich, daß unter anderem die Zentralzellen innerviert sind.

4. Die Ästheten von Acanthochiton fascicularis

4a. Die Ästheten des medianen Traktes

4a.1. Die Grobmorphologie

Bei Acanthochiton fascicularis gibt es in Abhängigkeit von der Schalenstruktur zwei Typen von Ästheten: sehr kleine auf den lateralen Bezirken und normal ausgebildete auf dem medianen Trakt der Schalenplatten. Die Unterschiede zwischen den beiden Formen sind so groß, daß ich sie nacheinander behandeln will. Zunächst befasse ich mich mit den Ästheten des medianen Traktes.

Diese Ästheten sind relativ schlank (etwa 23 μm breit bei einer Länge von circa 100 μm) und bestehen aus 25 bis 38 Zellen. Häufiger als bei den bisher besprochenen Arten findet man Doppel-, ja selbst Tripelästheten. Bei diesen Formen entspringen aus einem Nebenfaserstrang mehrere Ästheten, deren Ästhetenkörper wenigstens basal miteinander verbunden bleiben. Jeder dieser Teilästheten hat alle charakteristischen Zelltypen.

Die Hauptkappe entspricht in ihrer Form derjenigen von Chiton olivaceus.

Die Ästheten von Acanthochiton fascicularis haben nur wenig Mikrästheten; diese weisen die gleiche Grobmorphologie auf wie die der anderen Arten.

Die Sekretzellen zeigen nicht so viele Varianten. Ein Ästhet besitzt eine bis drei Zellen vom Typ IV (groß, bis 60 μm lang und 11 μm breit, mit Mallory's Azur II Methylenblau

dunkelblau gefärbte, dichtgedrängte Schollen). Die Schollengröße variiert etwas, sie liegt zwischen 1 und 3,5 µm. Die Färbung ist in allen Schollen gleichmäßig. Diese Zellen fehlen den jungen Ästheten.

Außerdem kommen regelmäßig Zellen vor, die den Typen II, III (helle und intermediäre Schollen), VII (kleine Zellen, Schollen wie bei IV) und VI bzw. VIII (nicht anfärbbare, zum Teil unregelmäßige Schollen) von Chiton olivaceus entsprechen; sie sind aber entsprechend der Größe des Ästheten kleiner als bei dieser Art. Zellen vom Typ V fehlen.

Die drei bis fünf Zentralzellen eines Ästheten sind weniger gut ausgebildet als die von Lepidopleurus cajetanus, aber weit besser als die von Chiton olivaceus. Die Kerne liegen relativ weit proximal, etwa auf halber Höhe des Ästheten.

Sehr gut kann man in Semidünnschnitten aufgrund der Anfärbbarkeit und des Besitzes von Granula vier Typen von Wandzellen unterscheiden. Diese Formen sind nicht auf bestimmte Zonen des Ästheten beschränkt. Die meisten Wandzellen sind relativ groß.

Auch Acanthochiton fascicularis besitzt Sehzellen. Ihre Lage im Ästheten ist variabel. Zwei Sehzellen müssen nicht benachbart sein; sie können auf gegenüberliegenden Seiten oder in sehr unterschiedlicher Höhe liegen. Manchmal ragt eine Sehzelle seitlich etwas aus dem Ästheten heraus.

In Abbildung 38 ist ein Ästhet im medianen Trakt von Acanthochiton fascicularis dargestellt.

4a.2. Die Feinstruktur

4a.2.1. Die Hauptkappe

Wie bei Lepidopleurus cajetanus besitzt auch hier die Hauptkappe distal Poren (15 nm) und proximal ein Geflecht von

Filamenten. Zentral reichen die Porenkanäle bis in das untere Drittel der Kappe, peripher hingegen verlieren sie sich schon sehr bald in einem Netzwerk von Filamenten. Die Porenkanäle stehen, vor allem proximal, durch senkrecht zu ihnen verlaufende Kanälchen miteinander in Kontakt. Das Netzwerk besteht aus dicken (90 nm) und dünnen (20 nm) Filamenten. Die proximale Grenze der Kappe wird allein von den dünnen Filamenten gebildet; sie verlieren sich in der extrazellulären Substanz unterhalb der Kappe.

Distal sind die Kappenporen in vielen Fällen offen. Im Netzwerk und vor allem im proximalen Abschnitt der Poren findet man oft Material, das kontinuierlich in die extrazelluläre Substanz unterhalb der Kappe übergeht. Anorganische Hartkomponenten hat die Hauptkappe nicht.

4a.2.2. Die Sekretzellen

Die Schollen der Sekretzellen vom Typ IV sind einheitlich elektronendicht und feingranuliert; sie werden jeweils von einer Membran umhüllt. Zwischen den Schollen findet man im Zytoplasma vereinzelt Mitochondrien, helle Vesikel und Glycogen. Der Kern liegt proximal; er ist tropfenförmig, und sein Chromatin ist meistens stark kondensiert. Manchmal besitzt er einen deutlichen Nucleolus. In Kernnähe sind oft noch Reste des Syntheseapparats zu finden, wie granuläres ER, Membranstapel und verschiedene Vesikel.

Abb.37: Schematischer Längsschnitt durch einen Ästheten im medianen Schalentrakt von Acanthochiton fascicularis. FS Faserstrang, HK Hauptkappe, HZ Hüllzelle, MiZ Mikrästhetenzelle, NK Nebenkappe, SeZ Sekretzelle, SeZl "leere" Sekretzelle, SZ Sezelle, WZ Wandzellen, ZZ Zentralzelle.



Im distalen Bereich der Sekretzelle (Typ IV) schließen sich oft Schollen zusammen, wie ich es bei Chiton olivaceus beschrieben habe, und bilden größere Einheiten. Diese lösen sich im weiteren Verlauf auf: Es entstehen in ihnen zunächst kleine Vesikel (100 nm), die anwachsen (bis 1,2 μ m) und sich manchmal vereinigen. Die kleinsten Vesikel sind dunkel wie die Schollensubstanz, mit dem Anschwellen werden sie heller; Sie enthalten zunächst noch granuläre Strukturen, die sich aber bald auflösen. Distal werden sie in den extrazellulären Raum unterhalb der Kappe abgegeben (Abb.39). Die Vesikel sind oft bis hin zur Kappengrenze zu finden; ihre Häufigkeit ist nahe der Sekretzelle am größten. Am distalen Zellende verschwindet das Plasmalemma.

Die Sekretzellen vom Typ VI sind ähnlich: proximal liegt ein Kern mit stark kondensiertem Chromatin, er wird von Resten des granulären ER und des Golgiapparats umgeben. Die proximale Faser ist von der des Typs IV nicht zu unterscheiden. Die Schollen - sie lassen sich ebenso wenig anfärben wie bei den anderen beiden Arten - sind etwas kleiner und viel unregelmäßiger. Oft sind die Schollenbereiche im Zentrum der Zelle aufgelöst, die Schollengrenzen sind dann nur noch lateral zu erkennen. Die Plasmareste zwischen den Membranen, die die Schollenbezirke begrenzen, sind meist nur 50 nm dick, der laterale Plasmabelag mißt zwischen 10 und 200 nm. Distal ist die Zellmembran verschwunden.

Auch bei Acanthochiton fascicularis findet man im distalen Bereich Zellen, die offensichtlich Abbaufunktion haben. Diese Zellen besitzen in ihrem distalen Zellabschnitt einen oder mehrere Golgiapparate; daneben findet man granuläres ER und Mitochondrien. Die Golgivesikel haben zunächst einen dunklen Inhalt. Mehrere von ihnen verschmelzen und bilden helle homogene Vesikel (Lysosomen?). Proximal beobachtet man meist mehrere autophagische Vakuolen. Der Kern liegt etwa in der Mitte der Zelle.

4a.2.3. Die Zentralzellen

Der Durchmesser einer Zentralzelle beträgt distal etwa 600 nm und im Kernbereich 6 - 7 μm . Der Kern ist relativ groß (etwa 5,5 μm) und besitzt einen deutlichen Nucleolus.

Das Zytoplasma ist von mittlerer Elektronendichte; es enthält Glycogen und vor allem distal zahlreiche Mitochondrien und dichte Bündel von Mikrotubuli. Außerdem findet man einzelne helle Vesikel. Die Zentralzellen sind distal miteinander durch Desmosomen verbunden, proximalwärts ist der Interzellularraum zum Teil septiert.

An ihrem distalen Ende bilden die Zentralzellen unregelmäßig ausgerichtete Mikrovilli und jeweils eine Cilie aus. Cilien und Mikrovilli reichen bis an die Hauptkappe. Die extrazelluläre Substanz unter ihr ist hell und feingranuliert.

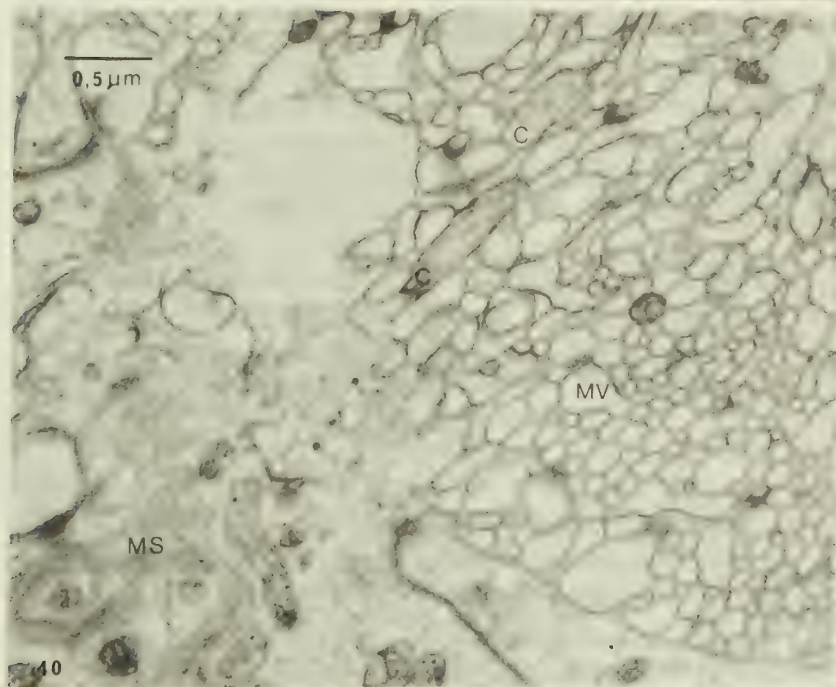
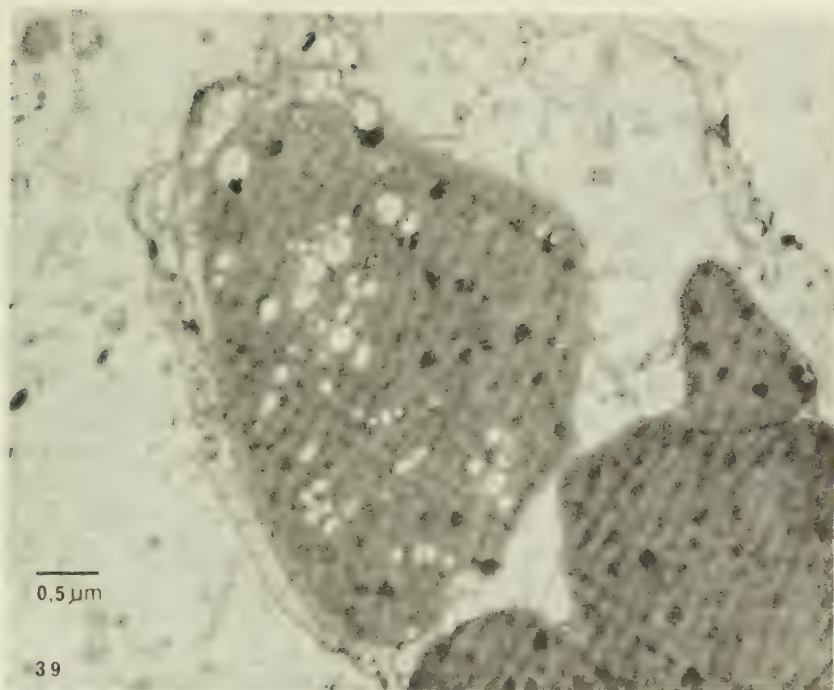
4a.2.4. Die Sehzellen

Der Grobaufbau gleicht den Sehzellen von Lepidopleurus cajetanus: Aus einem Zellkörper entspringen distal auf breiter Fläche dicht gepackte Mikrovilli. Eine Wandzelle, die diese Stelle wie bei Chiton olivaceus einschnürt, ist nur selten zu finden; diese Irisblende ist dann aber immer sehr weit.

Der Durchmesser der Mikrovilli variiert stark: er liegt zwischen 70 und 200 nm. In weiten Bereichen verlaufen sie

Abb.39: Acanthochiton fascicularis, medianer Ästhet, Längsschnitt. Distales Ende einer Sekretzelle vom Typ IV, Beginn der Auflösung der Schollen.

Abb.40: Acanthochiton fascicularis, medianer Ästhet, Längsschnitt. Sehzelle (Ausschnitt). C Cilie, MV Mikrovilli, MS Membranstapel des agranulären ER.



etwa senkrecht zur Längsachse des Ästheten. Ihr Plasma enthält verstreut kleine Granula.

Von jeder Sehzelle entspringen etwa drei Cilien (Abb.40) vom 9+2 Typ. Sie durchziehen das gesamte Rhabdomer bis zu seiner distalen Spitze. Dabei verändern sie ihre Struktur nicht, insbesondere sind nie Auffaltungen der Cilienmembran festzustellen.

Der Zellkörper ist vor allem im Bereich zwischen dem Kern und dem Rhabdomer von Mitochondrien und Zisternenstapeln erfüllt. Sie entsprechen in ihrer Struktur völlig denen der anderen Arten, man findet Übergänge zum granulären ER, seitlich werden von den Stapeln Vesikel (etwa 100 nm groß) abgeschnürt. Diese liegen dichtgedrängt bis hin zum Beginn des Rhabdomers. Zwischen ihnen verlaufen Mikrotubuli; auch ist verstreut Glycogen zu finden.

Manchmal beobachtet man nahe dem Rhabdomer ein System von konzentrisch angeordneten Membranen. Es wird stärker kontrastiert als die Membranstapel des agranulären ER. Die Membranen schließen Zisternen ein, die zum Teil sehr dunkles Material enthalten; die Zisternengrenzen verlaufen auf weite Strecken hin streng parallel, im Gegensatz zu denen der ER - Membranstapel.

Der Kern (Durchmesser etwa 6 μm) enthält nur wenig kondensiertes Chromatin, er besitzt einen ausgeprägten Nucleolus. Proximal vom Kern liegen oft autophagische Vakuolen, helle unregelmäßige Vesikel und vereinzelt dunkle Granula (1 μm).

4a.2.5. Die Wandzellen

Die Wandzellen begrenzen den Megalästheten gegen die Schalen-substanz, von ganz wenigen Stellen, wie z.B. den Rhabdomeren abgesehen. Sie sind überall gut ausgebildet. In der Regel

findet man außen eine dünne Lage ($0,5 \mu\text{m}$), an die sich nach innen zu eine weitere, dickere Schicht anschließt.

Die äußeren, dünnen Zellen sind recht einheitlich gebaut: Der Kern ist stark abgeplattet; das Zytoplasma zeigt eine mittlere Elektronendichte; es enthält Mitochondrien, granuläres ER, ab und zu Golgiapparate und oft rundliche elektronendichte Granula. Diese sind von einer Membran umgeben und liegen meist zu mehreren hintereinander. Außerdem findet man in diesen Zellen Vesikel unterschiedlicher Größe.

Andere, breitere Wandzellen besitzen ebenfalls dunkle Granula; diese haben aber einen größeren Durchmesser (etwa $1 \mu\text{m}$) als beim letzterwähnten Zelltyp. Außerdem weisen diese Zellen ebenfalls Mitochondrien, granuläres ER, aktive Golgiapparate und helle Vesikel auf.

Ein weiterer Typ von Wandzellen stellt sich in TEM - Bildern relativ dunkel dar. Er enthält große ER - Zisternen (bis $1 \mu\text{m}$ Durchmesser) mit feingranulierter Matrix, außerdem dunkle Granula und relativ viel Glycogen.

In anderen Wandzellen findet man gehäuft Abbauprodukte, wie sie schon öfter beschrieben wurden, wie z.B. autophagische Vakuolen.

4a.2.6. Die Mikrästheten

Die Mikrästheten sind denen von Chiton olivaceus und Lepidopleurus cajetanus ähnlich.

Jeder Mikrästhet besteht aus einer Mikrästhetenzelle und ein bis zwei Hüllzellen. Diese Hüllzellen reichen bis in den Kopfteil; allerdings wird die Mikrästhetenzelle nicht wie bei Chiton olivaceus allseitig umfaßt.

Der Kern ist nicht auffällig vergrößert; auch sein Chromatin ist nicht sehr stark kondensiert und weist einen deutlichen Nucleolus auf. In seiner Nähe liegen fast immer autophagische Vakuolen mit relativ dunklem heterogenem Inhalt. Das Zytoplasma der Mikrästhetenzelle ist hell und enthält Mitochondrien, etwas Glycogen, einen bis mehrere Golgiapparate und einzelne Mikrotubuli. Distal am Kopfteil sitzen unterhalb der Nebenkappe bis zu 2 μm lange Mikrovilli.

Auch bei Acanthochiton fascicularis beobachtet man eine Vakuolisierung, die im Kopfteil ihren Ausgang nimmt und gelegentlich auf den Armteil übergreift.

Die Nebenkappe ist genauso gebaut wie bei den anderen beiden Arten: eine distale homogene Schicht (0,4 μm) bedeckt regelmäßig verteilte Poren (0,1 μm), die proximal ebenfalls von einer kontinuierlichen Lage (0,2 μm) abgeschlossen werden.

4a.2.7. Strukturen im proximalen Ästhetenbereich

Bei dieser Art ist der proximale Abschnitt des Ästhetenkörpers ebenfalls nicht so kompliziert ausgebildet wie bei Chiton olivaceus. Die Schicht der Wandzellen besteht aus zwei Lagen; im Faserstrang dagegen ist meist nur eine einfache dünne Schicht vorhanden. Die Wandzellen gleichen denen der übrigen Bereiche des Megalästheten; im Faserstrang besitzen sie aber relativ wenig Organelle wie Mitochondrien oder ER. Wenn Vesikel und Granula vorkommen, so bleiben sie klein. Einzelne Wandzellen haben proximale Fortsätze. Sie sind von mittlerer Elektronendichte, enthalten aber meist nur wenig Glycogen. Sie variieren stark in ihrer Form und ihrer Größe.

Die Fortsätze der Sekretzellen können hell oder dunkel sein und viele oder wenig Mikrotubuli enthalten. Manchmal liegen in ihnen einzelne dunkle Granula.

Zentral verlaufen 6 - 12 dünne Fasern (etwa 300 nm Durchmesser). Sie besitzen zahlreiche Mikrotubuli, einzelne langgestreckte Mitochondrien, granuläres ER und Glycogen. Es sind sehr wahrscheinlich die Neuriten. Sie liegen in den Ästhetenkörpern neben den Sekretzellen; mehrere von ihnen können manchmal bis zum distalen Ende des Ästhetenkörpers verfolgt werden.

Wie bei Chiton olivaceus findet man Fortsätze, die vom Faserstrang her in den Ästhetenkörper hineinragen und dort zahlreiche, etwa 120 nm große Vesikel unterschiedlicher Elektronendichte einschließen (neurosekretorische Fortsätze?). Sonst unterscheiden sich diese Fortsätze in ihrer Struktur nicht von den Neuriten.

Manchmal beobachtet man größere Zellfortsätze innerhalb des Faserstranges, die autophagische Vakuolen, Lamellenkörper und verschiedene Vesikel beherbergen.

4b. Die Ästheten der lateralen Bezirke

4b.1. Die Grobmorphologie

Die lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis sind die kleinsten, die bisher bekannt wurden; sie bestehen aus 8 bis 15 Zellen. Der maximale Durchmesser liegt bei den einzelnen Ästheten zwischen 7 und 15 μm , ihre Länge beträgt etwa 75 μm . Sie entspringen ohne scharfe Grenze aus dem Faserstrang, verlaufen zunächst parallel zur Oberfläche des Tegmentums - dieses ist über den Ästheten manchmal nur 0,25 μm dick - und biegen jeweils im Bereich des Tegmentalhöckers steil nach oben ab.

Der Querschnitt der Hauptkappe ist kaum kleiner als der eines Ästheten; sie ist sehr lang, etwa 13 - 18 μm und innen stark eingebuchtet.

Die wenigen Mikrästheten sind dünn und unscheinbar. Der Arm mißt 2 μm , der Kopfteil nur wenig über 5 μm . Die Nebenkappe hat einen Durchmesser von etwa 8 μm , ihre Dicke liegt meist unter 1 μm .

Fast der gesamte Raum im Megalästheten wird in der Regel von einer einzigen Sekretzelle vom Typ IV eingenommen. Diese liegt immer an der oberen Seite des Ästheten. Sie ist etwa 55 μm lang und erreicht höchstens eine Breite von 10 μm . Junge Ästheten besitzen noch keine derartige Zelle. Sie haben dafür eine bis zwei Zellen, deren Plasma netzartig geformt ist und helle Schollen ausspart. Diese Zellen entsprechen völlig dem Typ II der medianen Ästheten. Auch Zellen vom Typ III kommen gelegentlich vor.

Manchmal findet man auch eine Sekretzelle vom Typ VI (nicht anfärbbare, unregelmäßig gerandete Schollen). Ihre Schollen sind etwas kleiner als die von Typ IV. Sind in einem Ästheten eine helle (VI) und eine dunkle (IV) Sekretzelle vorhanden, so liegt die helle immer distal. Nur vereinzelt findet man kleine Sekretzellen mit dunklen Schollen (Typ VII). Eine Zelle, die Typ V von Lepidopleurus cajetanus und Chiton olivaceus entspricht, wurde ebenso wenig registriert wie bei den medianen Ästheten.

Die Zentralzellen sind lichtmikroskopisch nur sehr schwer darzustellen (vgl. Chiton olivaceus, S.25). Ihre Anzahl beträgt 1 - 3 pro Ästhet.

Unterhalb oder seitlich von der Sekretzelle findet man häufig im basalen Bereich eine Zelle, die sich lichtmikroskopisch ähnlich darstellt wie eine Sehzelle. Aufgrund ihrer Feinstruktur (S.73) nenne ich sie Lamellenzelle.

Der Megalästhet besitzt nur wenig Wandzellen. Viel besser sind

sie im Faserstrang ausgebildet. Ein Großteil von ihnen weist dunkle Granula auf.

Abbildung 41 stellt einen lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis dar.

4b.2. Die Feinstruktur

4b.2.1. Die Hauptkappe

Die Hauptkappe ist oben in vielen Fällen von einer nur wenig durchlöcherten, etwa 70 nm dicken homogen erscheinenden Schicht bedeckt, die in TEM - Aufnahmen direkt in die Substanz der Kappe übergeht und auch die gesamte Schale überzieht. Diese Schicht ist wohl identisch mit dem Periostrakum; bei älteren Ästheten fehlt sie über der Hauptkappe. Im distalen Bereich verlaufen Porenkanäle, die durch waagrechte Zwischenstücke miteinander verbunden sind. Nach etwa einem Drittel der Kappenlänge verlieren sie sich in einem Geflecht von größeren (70 nm dicken) und kleineren (etwa 15 nm messenden) Filamenten (Abb. 42). Die Anordnung der großen Filamente ist viel regelmäßiger als bei den medianen Ästheten. Die dünnen Filamente zweigen von den dickeren ab, sie nehmen nach proximal immer mehr zu und enden schließlich in der extrazellulären Substanz unterhalb der Kappe.

Abb.41: Schematischer Längsschnitt durch einen Ästheten im lateralen Schalenbereich von Acanthochiton fascicularis.
FS Faserstrang, HK Hauptkappe, laZ Lamellenzelle, SeZ Sekretzelle, T Tegmentalhöcker, WZ Wandzellen, ZZ Zentralzellen.



4b.2.2. Die Sekretzellen

Die Sekretzellen entsprechen in ihrer Feinstruktur weitgehend denen der medianen Ästheten; Zellorganelle sind allerdings viel seltener zwischen den Schollen zu beobachten. Der Kern ist durch umgebende Schollen oft seitlich eingebuchtet. Manchmal findet man (bei Zelltyp IV) in seiner Umgebung Reste eines Syntheseapparats, außerdem helle Schollen wie die des Zelltyps II. Auch bei diesen Ästheten liegt oft im distalen Abschnitt eine Zelle mit autophagen Vakuolen, hellen Vesikeln u.ä., Organelle, die auf einen abbauenden Stoffwechsel schließen lassen.

4b.2.3. Die Zentralzellen

Die wenigen Zentralzellen liegen seitlich oder unterhalb der Sekretzelle. Ihr Durchmesser beträgt fast überall weniger als 1,5 μm . Der Kern befindet sich im distalen Abschnitt des Ästheten.

Im Zytoplasma findet man zahlreiche längs verlaufende Mikrotubuli, Mitochondrien, etwas Glycogen und distal helle Vesikel von etwa 120 nm Durchmesser.

An ihrem distalen Pol bildet jede Zentralzelle Mikrovilli und eine Cilie (9+2 Muster) aus. Sowohl Cilien als auch die Mikrovilli reichen bis zur Kappe, dringen aber nicht in ihr Filamentnetz ein. Während die Mikrovilli regellos angeordnet sind, verlaufen die Cilien in allen untersuchten Ästheten in der Längsrichtung nach distal. Dabei verändert sich weder das 9+2 Muster, noch faltet sich die Cilienmembran auf.

4b.2.4. Die Lamellenzellen

Häufig, aber nicht in jedem Ästheten findet man proximal eine bis zwei Lamellenzellen. Diese Zellen bestehen aus zwei Abschnitten: proximal der Zellkörper und distal ein Gebiet von Lamellenstrukturen, die von Cilien ausgehen.

Der Kern liegt weit proximal im Zellkörper. Sein Chromatin ist nur wenig kondensiert, der Nucleolus tritt deutlich hervor. Das Zytoplasma enthält in seiner Nähe helle, unregelmäßig geformte, membranbegrenzte Bezirke und autophage Vakuolen. Distal vom Kern befinden sich zahlreiche Mitochondrien, ein Golgikomplex, granuläres ER, Glycogen und vereinzelt Mikrotubuli, außerdem regelmäßig multivesikuläre Körper. Wie in den Sehzellen finden wir Zisternenstapel des agranulären ER und helle Vesikel; diese Gebilde sind aber hier weit weniger zahlreich als in den Sehzellen. Die Membranstapel liegen meist um ein Mitochondrium, sie bestehen aus etwa sechs übereinander angeordneten Zisternen.

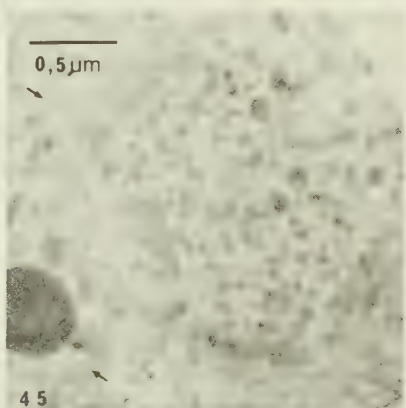
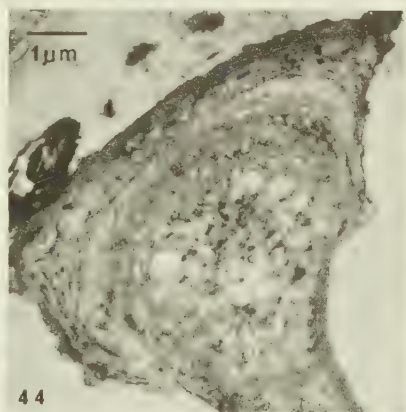
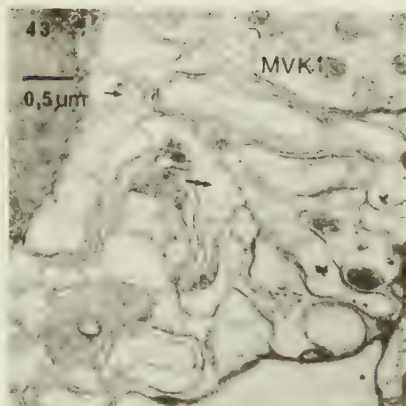
Distal entspringen nebeneinander vier bis sieben Cilien (9+2 - Struktur). Etwa 0,5 µm von der Cilienbasis entfernt falten sich ihre Membranen zu Lamellengebilden unterschiedlicher Struktur aus (Abb. 43). Im weiteren Verlauf verschwinden zunächst die zentralen, dann auch die peripheren Mikrotubuli der Cilien. Die Lamellen können irregulär verlaufen oder aber rundliche Systeme von übereinander gestapelten Zisternen bilden, die voneinander durch extrazelluläre Räume getrennt werden. Die Dicke der Zisternen liegt zwischen 20 nm und 1,5 µm, der gegenseitige Abstand beträgt

Abb.42: Acanthochiton fascicularis, lateraler Ästhet, Längsschnitt durch die Hauptkappe. C Cilien (der Zentralzellen), F Filamentregion der Kappe, MV Mikrovilli, P Porenregion der Kappe.

Abb.43: Acanthochiton fascicularis, lateraler Ästhet, Längsschnitt. Lamellengebiet. Cilien zunächst mit (Pfeil), dann ohne zentrale Mikrotubuli (Doppelpfeil). MVK Multivesikulärer Körper.

Abb.44: Acanthochiton fascicularis, lateraler Ästhet, Längsschnitt. Kopfteil eines Mikrästheten.

Abb.45: Acanthochiton fascicularis, lateraler Schalenbereich. Tangentialabschnitt durch eine Wandzelle eines Faserstranges mit Golgiapparaten, granulärem ER (Pfeil) und Sekretgranula.



etwa 20 nm. Die Entstehung der Lamellengebilde aus den Cilienmembranen konnte eindeutig festgestellt werden.

Vereinzelt findet man am distalen Ende des Zellkörpers kurze Mikrovilli.

4b.2.5. Die Wandzellen

Der Megalästhet wird normalerweise nur von einer Schicht von Wandzellen umgeben; sie ist oft nur 150 nm dick und weist vor allem an der Oberseite des Ästheten große Lücken auf. Dort grenzt dann die Sekretzelle direkt an die Schalen-substanz. Aber auch bei der Lamellenzelle, selbst bei den Zentralzellen ist das häufig der Fall. Nach außen bilden die Wandzellen oft dichte mikrovilliartige Strukturen aus.

Die Feinstruktur der Wandzellen variiert im Gegensatz zu den medianen Ästheten nur wenig. Der Kern ist sehr flach und besitzt einen deutlichen Nucleolus. In vielen Fällen synthetisieren die Wandzellen elektronendichte Granula (300 nm bis 1 μ m), die von einer Membran umgeben sind. Sie liegen meist in kleinen Gruppen hintereinander. Solche Zellen besitzen einen gut ausgebildeten Golgiapparat, granuläres ER und Mitochondrien; verstreut im Zytoplasma findet man Glycogen.

4b.2.6. Die Mikrästheten

Die Mikrästheten entsprechen im Prinzip denen der anderen untersuchten Ästheten; allerdings sind auch deutliche Unterschiede festzustellen.

Das Plasma der Mikrästhetenzelle enthält nur wenig Mitochondrien und Mikrotubuli, dazu verstreut etwas Glycogen. Unterhalb der Kappe finden wir sehr kurze Mikrovilli. Gelegentlich beobachtet man eine Vakuolisierung des Kopf-teils.

Der Armabschnitt wird nicht von einer Hüllzelle umgeben. Dafür liegt in der Mikrätsthetenzone peripher eine homogene 100 - 300 nm dicke Schicht, die in TEM - Aufnahmen dunkler erscheint als das zentrale Zytoplasma. Diese Schicht wird nach proximal immer dünner.

Die Nebenkappe unterscheidet sich von allen bisher behandelten. Sie besitzt keine inneren Poren (Abb.44). Distal wird sie von einer etwa 250 nm dicken homogenen Schicht begrenzt, die ohne Grenze ins Periostrakum übergeht. Darunter findet man in wechselnden Abständen parallel dazu verlaufende, immer wieder durchbrochene Schichten. Ihre Dicke nimmt proximal ab. Dazwischen liegen kurze Fasern und flockiges Material.

4b.2.7. Der Faserstrang

Der Ästhet geht ohne scharfe Grenze in den Faserstrang über. Dieser wird von einer Schicht von Wandzellen begrenzt. Ihr Kern ist stark abgeflacht, das Zytoplasma besitzt Mitochondrien, gutausgebildetes ER, ein bis mehrere Golgiapparate und etwas Glycogen. Die Golgiapparate können zu einem Ring zusammengeschlossen sein (Abb.45). Die transition vesicles (100 nm) haben einen elektronenarmen, die Golgivesikel hingegen einen elektronenreichen Inhalt. Im Zytoplasma liegen oft membranumhüllte Granula (etwa 0,6 μ m dick), die etwas dunkler sind als die Schollen der Sekretzellen vom Typ IV. Daneben gibt es andere membranbegrenzte Bezirke von gleicher Größe, deren Inhalt feingranuliert und von mittlerer Elektronendichte ist; er unterscheidet sich nicht von dem der ER - Zisternen, die bis zu 0,7 μ m Durchmesser haben können. Sowohl innerhalb als auch außerhalb der Wandzellen liegen helle, membranbegrenzte Bezirke von 0,6 μ m Größe, deren Inhalt unstrukturiert erscheint.

Nur wenige Wandzellen bilden proximal längere Fortsätze aus, die sich verzweigen können. Sie enthalten längs verlaufende Mikrotubuli. Ähnlich, aber viel variabler ist die Faser der Sekretzelle. Auch sie besitzt Mikrotubuli, dazu granuläres ER

Mitochondrien und verschiedene Vesikel. Stellenweise verbreitert sie sich auf das Sechsfache ihres normalen Durchmessers (300 nm). Von den übrigen Fasern ist sie auf einem einzelnen Querschnitt nicht immer abzugrenzen. Im Zentrum eines Faserstranges verlaufen etwa fünf dünne Fasern (300 nm), die dicht von Mikrotubuli erfüllt sind und gelegentlich Mitochondrien und Glycogen enthalten. Ich halte diese Gebilde für die Neuriten. Ein bis zwei dieser Fasern ziehen aber nicht in den Ästhet hinein, sondern enden an seiner Basis mit einer Anschwellung. Dort sind sie mit Vesikeln von 50 - 150 nm Größe ausgefüllt. Ihr Inhalt ist von wechselnder Elektronendichte. Diese Fasern gleichen den neurosekretorischen Fortsätzen, die BOYLE bei Lepidochitona cinereus fand (1974).

5. Die Beziehungen zwischen den Sekretzellentypen

5.1. Vorbemerkungen

Bisher ist es nicht gelungen, die verschiedenen Typen der Sekretzellen zueinander in Beziehung zu setzen. Das wird nun versucht. Dazu wurden sowohl Semidünnschnitte (jeweils etwa 50 Ästheten aus allen Schalenbereichen) von zwei Serien als auch EM - Aufnahmen ausgewertet. Wie erwähnt eignet sich die Färbung mit Mallory's Azur II Methylenblau besonders gut für die Differenzierung der Sekretzellen.

Folgende Variablen wurden betrachtet: die Größe der Zelle, die Größe der Schollen, der gegenseitige Abstand der Schollen, Färbung bzw. Kontrastierung der Schollensubstanz, Struktur des Kerns (TEM). Als Zwischenformen wurden Zellen gewertet, die entweder in ihrem Inhalt jeweils den beiden Typen entsprechen, d.h. zum Beispiel distal Typ IV, proximal Typ III gleichen, oder Formen, die in allen Variablen zwischen den beiden in Frage kommenden Typen lagen. Nur Zwischenformen, die ich zweimal oder öfter fand, wurden gewertet. Daneben

wurde natürlich berücksichtigt, daß bestimmte Typen nur bei jungen bzw. älteren Ästheten vorkommen (Das relative Alter der Ästheten läßt sich gut durch ihren Abstand von der Schalenkante bestimmen). Die Ergebnisse der Auswertung sind in Abbildung 46 dargestellt.

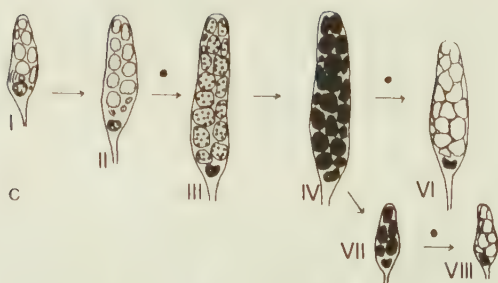
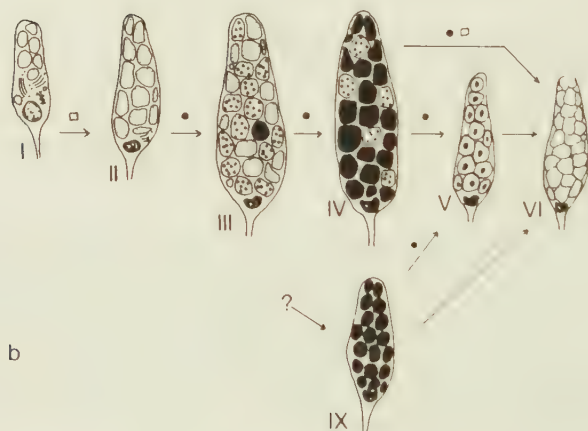
Es konnten nicht überall Zwischenformen gefunden werden. Möglicherweise sind manche von ihnen sehr kurzlebig. Ein Vergleich der verschiedenen Arten macht aber wahrscheinlich, daß die dann vermuteten Zusammenhänge der Realität entsprechen. Bei allen drei Arten kommen im Prinzip die gleichen Typen vor; deshalb habe ich schon bei der Besprechung der Feinstruktur einheitliche Benennungen verwendet.

5.2. Der Ablauf bei Chiton olivaceus

Bei jungen Ästheten findet man nur Sekretbildungszellen (Typ I), die sehr schnell über die Typen II und III in Typ IV übergehen.

In den Sekretbildungszellen (Typ I) jüngerer Ästheten wird das Primärprodukt in anschwellenden ER - Zisternen gespeichert, um die sich ein Golgiapparat bildet, der über die Golgivesikel eine weitere Komponente zugibt. (Da sich die ER - Zisternen strukturell nicht von den innerhalb der Golgiregion gelegenen Gebieten unterscheiden, ist es wahrscheinlich, daß sie direkt ineinander übergehen.) Sowohl außerhalb als auch in der Golgizone findet man membranbegrenzte Bezirke mit verstreuten Granula, die sich im weiteren Verlauf mit den ER - Zisternen vereinigen. Die Zelle wird

Abb.46: Schematische Darstellung der Entwicklung der Sekretzellen. a Chiton olivaceus, b Lepidopleurus cajetanus, c Acanthochiton fascicularis median, d Acanthochiton fascicularis lateral. Helle und ausgefüllte Kreise bedeuten Zwischenformen, die in den beiden Serien von Semidünnschnitten gefunden wurden, Vierecke sind Zwischenformen in TEM - Aufnahmen.



distal immer mehr mit Sekretionsprodukten ausgefüllt, der Golgi- und ER - Bereich zurückgedrängt (Typ II). Daraufhin erfolgt eine Volumenzunahme der Schollen (Typ III). Außerdem erscheinen sie in TEM - Aufnahmen immer elektronendichter (IV). Der Kern verbleibt im proximalen Bereich, von einem Plasmarest umgeben. Manchmal beobachtet man Sekretzellen vom Typ IV, die proximal noch recht gut ausgebildete ER- und Golgiregionen haben; das Chromatin ist hier aber schon stark kondensiert. Die Schollen von I werden mit Mallory's Azur II Methylenblau sehr hell, von II hellviolett, von III mittelblau, zum Teil mit einem violetten Stich, von IV dunkelblau.

Durch allmähliche Sekretabgabe entstehen die Zellen vom Typ V (Hofschollenzellen); ein anderer Weg, vielleicht bei schnellerer Sekretabgabe, führt zu Typ VII, der durch die nachdrängenden Sekretzellen nach distal geschoben wird. Für diese Vermutung spricht neben Zellen von intermediärer Größe folgender Befund: Im distalen Bereich, wo die Zellen vom Typ VII ausschließlich vorkommen, konnte ich nie eine Sekretbildung beobachten. Die Zellen müssen, da sie auch in jungen Ästheten nicht zu finden sind, aus anderen Typen entstanden sein.

Für die Bildung von Typ IX habe ich keinerlei Hinweise. Ich vermute, daß sie aus Formen ähnlich I oder II entstehen. Eine Bildung aus III oder IV halte ich aufgrund des gut ausgebildeten Zytoplasmas zwischen den Schollen für unwahrscheinlich.

Durch Sekretabgabe können Typ IV, V, VII zu "leeren" Sekretzellen unterschiedlicher Größe werden (VI, VIII, X). Für den Übergang von V→VI und IX→X fand ich Zwischenstadien. Bei IV→VI und VII→VIII gelang das nicht; den Zusammenhang halte ich aber aufgrund von Zwischenformen bei anderen Arten für wahrscheinlich.

5.3. Der Ablauf bei Lepidopleurus cajetanus

Auch bei Lepidopleurus cajetanus muß von Sekretbildungszellen (I) ausgegangen werden. Sie sind nur bei jungen Ästheten gut in Semidünnschnitten zu sehen. Die Schollenbildung erfolgt etwas anders als bei Chiton olivaceus. Kugelförmige Golgisysteme sind kaum anzutreffen; aber auch hier werden die Schollen aus mehreren Komponenten gebildet. Auch hier sind die Schollen zunächst noch etwas kleiner (II) und heller (II, III) als die der fertig ausgebildeten Sekretzellen (IV). Bei dieser Art fällt auf, daß sich die Schollen sowohl von Typ III als auch von Typ IV unterschiedlich stark anfärben bzw. kontrastieren.

Bei Lepidopleurus cajetanus gibt es ebenfalls den Typ IX. Auch hier ist seine Entstehung unklar. Sowohl IV als auch IX können Zellen vom Typ V (Hofschollenzellen) bilden. Zellen von Typ IV, V und IX können zu "leeren" Sekretzellen (VI) werden. Für V → VI und IX → VI fand ich keine Zwischenformen; ich vermute diesen Weg in Analogie zu den Ergebnissen bei Chiton olivaceus.

5.4. Der Ablauf bei Acanthochiton fascicularis

Bei Acanthochiton fascicularis sind die Verhältnisse in beiden Schalenbezirken gleich. In den kleinen lateralen Ästheten ist lediglich die Variabilität der Sekretzellen kleiner.

Die Bildung der Schollen erfolgt wie bei Lepidopleurus cajetanus von Typ I über II nach IV. Allerdings sind die Schollen einer Zelle sehr einheitlich gefärbt bzw. kontrastiert. Hofschollenzellen wurden nicht gefunden. Im medianen Schalenbereich gibt es häufig, lateral nur sehr selten Zellen vom Typ VII. Sowohl IV als auch VII gehen in "leere" Sekretzellen über (VI bzw. VIII).

6. Adaptationsversuche (Chiton olivaceus)¹

6.1. Dunkeladaptation

Die natürliche Variabilität der Ästheten erschwert die Auswertung der Adaptationsversuche. Es mußte also jeweils eine größere Anzahl von Ästheten untersucht werden, um sicher zu gehen, daß strukturelle Veränderungen wirklich durch die geänderten Außenbedingungen verursacht wurden. Außerdem wurden natürlich gleichzeitig helladaptierte Ästheten bearbeitet.

Weder die Sekret- noch die Zentralzellen zeigen in dunkeladaptierten Ästheten regelmäßig Veränderungen. Das gleiche gilt für die Mikrästheten. Hier finden wir gleich häufig wie bei den helladaptierten Ästheten die zwei erwähnten (S. 26) physiologischen Zustände.

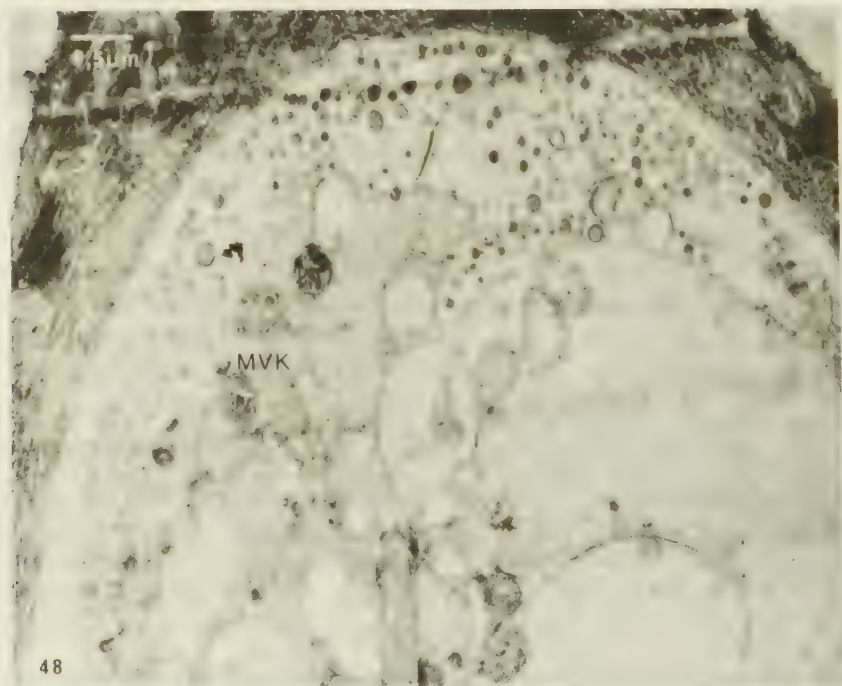
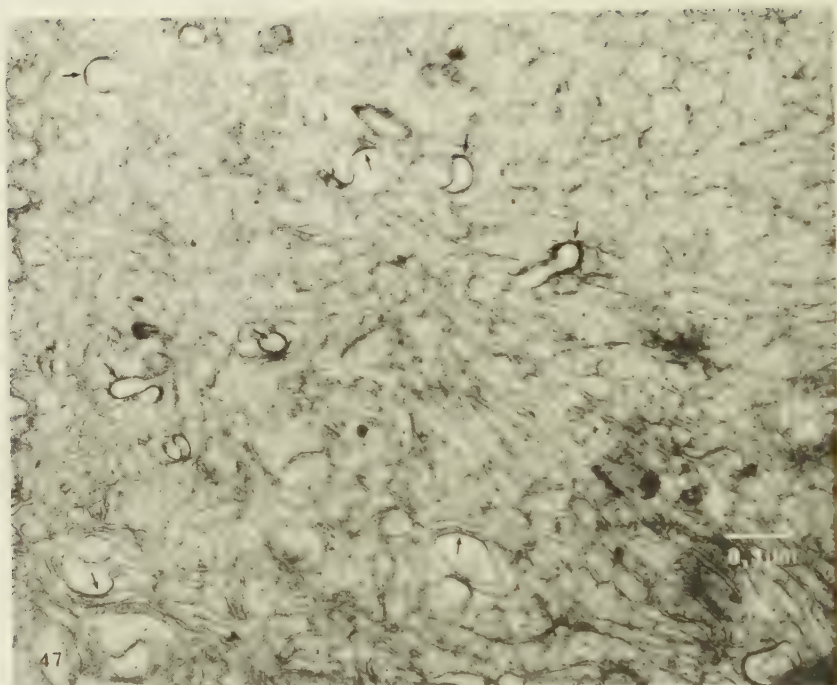
Allein bei den Sehzellen stellte ich Unterschiede fest. Auffällig sind sie besonders im Rhabdomer: In allen Bereichen findet man verstreut Stellen, wo sich die Mikrovilli einfallen und "coated" erscheinen, außerdem treten häufig coated vesicles auf. (Abb. 47). Derartige Strukturen waren bei den helladaptierten Kontrolltieren, bei den trockenliegenden Individuen und bei den übrigen helladaptierten Tieren nur selten zu beobachten.

Drei dunkeladaptierte Tiere hatten in den Sehzellen deutlich mehr Glycogen, bei zwei der Tiere war das nicht eindeutig festzustellen. Die Zahl der Vesikel war bei vier Tieren

Abb. 47: Chiton olivaceus, dunkeladaptiertes Tier, Längsschnitt Rhabdomer einer Sehzelle. An verschiedenen Stellen ist die Mikrovillimembran verändert (Pfeile) und erscheint "coated".

Abb. 48: Chiton olivaceus, trockenliegendes Tier, Längsschnitt. Verstärkte Sekretion im distalen Bereich des Megalästheten. MVK Multivesikulärer Körper.

¹ Die physiologischen Untersuchungen werden weiterverfolgt. Um Prioritäten zu wahren, werden einige Befunde bereits hier angeführt. Wegen der geringen Anzahl der Tiere erscheint hier eine statistische Behandlung nicht angebracht.



deutlich geringer; nur selten konnte man sehen, daß sie seitlich von den Membranstapeln abgeschnürt werden. Auch bei den dunkeladaptierten Tieren gibt es multivesikuläre Körper; allerdings konnte ich keinen Unterschied in ihrer Häufigkeit oder ihrer Struktur finden.

6.2. Trockenliegende Tiere

Die Sehzellen von Tieren, die vor der Präparation bei Tageslicht oberhalb der Wasserlinie gehalten worden waren, entsprechen vollkommen denjenigen der helladaptierten Kontrolltiere.

Dagegen gibt es im distalen Abschnitt der Ästheten deutliche Unterschiede: hier stellt man in fast allen Fällen verstärkte sekretorische Aktivität fest. Die Sekretzellen (Typ IV) geben distal etwa 100 nm große Vesikel von mittlerer Elektronendichte ab (Abb.48). Dabei zerfallen die distalen Schollen; ihre Membranen und das Restplasma der Zelle bleibt zurück. Gleichzeitig findet man im distalen Teil der Makrästheten gehäuft multivesikuläre Körper, oft auch autophagische Vakuolen. In den Poren der Hauptkappe liegt granuliertes Material.

Die Zentralzellen tragen distal kaum Mikrovilli. Darüber, ob dies durch die geänderten Außenbedingungen hervorgerufen wurde, kann aber keine eindeutige Aussage gemacht werden, da bei Chiton olivaceus die Zentralzellen gerade in der Ausbildung der Mikrovilli sehr vielgestaltig sind.

Auch bei vielen Mikrästheten findet man Vesikel unterhalb der Nebenkappe. Der Unterschied zu den Kontrolltieren ist allerdings meistens nicht eindeutig. Man sollte auch bedenken, daß die Mikrästheten vielgestaltig sind. Die beiden Typen, die ich auf Seite 42 vorgestellt habe, sind nur die am häufigsten vorkommenden Formen.

D DISKUSSION

Bisher ist nur die Feinstruktur der Ästheten zweier Arten genauer bekannt: von Lepidochitona cinereus (BOYLE 1974, 1976, HAAS und KRIESTEN 1978) und Chiton marmoratus (HAAS und KRIESTEN 1978). Die letztgenannte Art besitzt in einem Teil der Ästheten intrapigmentäre Schalenaugen; nur derartige Ästheten wurden bisher bearbeitet.

In der vorliegenden Arbeit werden erstmals neben einem Vertreter der Ischnochitonina (Chiton olivaceus) auch je eine Art der Lepidopleurina (Lepidopleurus cajetanus) und der Acanthochitonina (Acanthochiton fascicularis) untersucht. Damit lassen sich einige Aussagen über die strukturelle Variationsbreite der Ästheten machen. Insgesamt betrachtet ist ihr Erscheinungsbild bei allen Arten im Prinzip gleich.

Bei allen bisher untersuchten Arten ist der Ästhet in Megal-ästhet und Mikrästheten gegliedert, auch wenn deren Anzahl schwankt. Das häufige Fehlen der Mikrästheten auf den lateralen Feldern von Acanthochiton fascicularis ist sicher sekundär; diese Ästheten sind - wohl infolge der Reduktion des Tegmentums bei den Acanthochitonina - stark zurückgebildet. Daß die einfache Struktur der lateralen Ästheten dieser Art sekundär ist, zeigt auch die Anzahl der Ästheten auf der ersten Schalenplatte (die ganz den lateralen Schalenbezirken der mittleren Platte entspricht): Im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten ist hier die Dichte der Ästheten nicht höher. Der Schwerpunkt der Sinneswahrnehmung hat sich von vorne und von den lateralen Schalenbezirken (nur dort entwickelten z.B. die Ischnochitonina Schalenaugen, vgl. FISCHER 1975) nach median verlagert. Andererseits kann man hier am ehesten feststellen, welche Zelltypen ein Ästhet immer besitzt, also auch für seine Funktion essentiell sind.

1. Die Lage der Ästheten zur Umwelt

Zwischen der Lage der Ästheten und der Strukturierung der Schalenoberfläche besteht eine deutliche Korrelation. Bei Arten, deren Schalenplatten glatt sind oder lediglich Rippen aufweisen, sind die Ästhetenkappen ungefähr gleichmäßig verteilt (Chiton olivaceus, Lepidozona coreanica, Onithochiton hirasei; Onithochiton neglectus (BOYLE 1976), Sypharochiton pelliserpentis (BOYLE 1976)).

Sind Höcker auf der Schale ausgebildet, so münden zumindest die Makrästheten auf ihnen (Lepidopleurus cajetanus, Ischnochiton boninensis, Ischnochiton circumvallatus, Ischnochiton winckworthi, Acanthochiton fascicularis, Acanthochiton penicillatus; Lepidochitona cinereus (BOYLE 1976)). Allerdings sind die Tegmentalhöcker der Acanthochiton - Arten mit denen der anderen erwähnten Vertreter der Ployplacophoren nicht zu vergleichen. Erstere entstehen durch eine Reduktion des Tegmentums in den Bezirken zwischen den Ästheten - eine Betrachtung des Überganges vom medianen zum lateralen Gebiet (Abb. 5) läßt das klar erkennen -, während in den anderen Fällen die Höcker normale Erhebungen auf der Schale darstellen (s. Abb. 4, Lepidopleurus cajetanus; besonders deutlich auf dem lateralen Gebiet). In jedem Fall liegen die Ästhetenkappen zur Umwelt exponiert.

2. Die Hauptkappe

Die Hauptkappe ist bei allen untersuchten Arten etwa gleich gebaut. OMELICH (1967) zeigte bei Mopalia lignosa, daß sie in TEM - Aufnahmen von Poren durchsetzt erscheint. Dies bestätigte sich bei allen weiteren Untersuchungen (BOYLE 1974, 1976, HAAS und KRIESTEN 1978). Der Anteil des proximalen Filamentnetzes ist verschieden. Bei Chiton olivaceus, Lepidochitona cinereus und Chiton marmoratus bleibt es sehr klein, während es bei den lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis die Hälfte der Kappe einnehmen kann. Die Hauptkappen von Acanthochiton fascicularis (median) und Lepidopleurus cajetanus sind intermediär gebaut.

HAAS beschrieb 1972 ein Aragonitskelett in der Hauptkappe von Chiton marmoratus und BOYLE (1976) interpretiert die Poren in den TEM - Aufnahmen als Gebiete, wo dieses Skelett durch die Entkalkung entfernt wurde. Er vermutet auch, daß die Poren, die er in REM - Aufnahmen unbehandelter Schalenstücke von Sypharochiton pelliserpentis sieht, durch einen Verlust von organischem Material zustandekommen. In der Arbeit von 1978 erwähnen HAAS und KRIESTEN kein Aragonitskelett mehr.

Alle drei von mir untersuchten Arten haben kein Aragonitskelett in ihren Hauptkappen. Sowohl an Brüchen unbehandelter Schalen als auch in Schnitten durch entkalkte Ästheten sind im REM die gleichen Poren zu sehen wie in TEM - Aufnahmen. Somit sind die Poren essentielle Bestandteile der Hauptkappe. Diese ermöglicht prinzipiell einen Stoffaustausch mit der Umwelt, verhindert aber gleichzeitig ein eventuelles Eindringen von Mikroorganismen.

3. Die Sekretzellen

In allen Fällen nehmen die Sekretzellen den meisten Raum im Ästheten ein. Berichte von PLATE (1902) und NOWIKOFF (1907), wonach bei Callochiton laevis und Acanthopleura echinata keine derartigen Gebilde vorkommen, sollten überprüft werden. Vielleicht haben diese Autoren junge Ästheten untersucht, denen oft fertig ausgebildete Sekretzellen fehlen.

3.1. Die Sekretzellentypen

Alle fünf elektronenmikroskopisch untersuchten Arten besitzen mehrere Typen von Sekretzellen. BOYLE (1974) fand mindestens zwei Formen. Sicher ist Typ IV vorhanden, wahrscheinlich auch Typ III. VON KNORRE, der die gleiche Art lichtmikroskopisch bearbeitet hat (Trachydermon cinereus = Lepidochitona cinereus) beschreibt Gebilde,

die wohl meinem Typ V entsprechen. Abbildung 3 in der Arbeit von HAAS und KRIESTEN (1978) zeigt, daß Typ IV bei Chiton marmoratus vorkommt. Diese Autoren erwähnen auch, daß Schollen unterschiedlicher Elektronendichte existieren. In der vorliegenden Arbeit habe ich die Variabilität der Sekretzellen dargestellt und versucht, die einzelnen Typen zueinander in Beziehung zu setzen.

Beim Vergleich meiner drei Arten läßt sich folgendes sagen: Die Sekretzelle vom Typ IV ist die Speicherform. Sie wird am häufigsten gefunden; von diesem Zelltyp wird schließlich Sekret abgegeben. Sie entstehen aus mehr oder weniger gut differenzierten Sekretbildungszellen (Typ I) über zwei Stufen (II und III). Der Scholleninhalt wird aus mehreren Komponenten zusammengesetzt, wobei eine aus dem granulären ER, die andere vom Golgiapparat her stammt. Ein derartiger Prozeß läßt vermuten, daß die Schollensubstanz aus Glycoproteiden besteht; der Inhalt der ER - Zisternen könnte die Proteinkomponente, die Golgivesikel die Saccharidkomponente bereitstellen. Mit vielerlei Färbemethoden wurde versucht, den Scholleninhalt zu identifizieren (VON KNORRE 1925, BOYLE 1974). Diese Untersuchungen brachten kein Ergebnis, sprechen aber auch nicht gegen meine Hypothese.

Die Schollensubstanz macht einen Reifungsprozeß durch. Dabei wird sie größer und osmophiler; auch das Färbeverhalten gegenüber Mallory's Azur II Methylenblau ändert sich. Vielleicht sind diese Veränderungen das Ergebnis einer Reaktion zwischen den einzelnen Komponenten.

Der Typ IV ist neben den Typen VII und IX das Ausgangsstadium für eine distale Sekretion. Die Typen VI, VIII und X sind Zellen, die ihr Sekret abgegeben haben; nur noch die Plasmareste zwischen den ehemaligen Schollen treten in Erscheinung. Zwischen IV und VI können Hofschollenzellen (Typ V) geschaltet sein. Andere Sekretzellen (Typ IV) werden bei

der Sekretabgabe kleiner (Typ VII). Aber die Typen V und VII sind nur Zwischenstadien. Entscheidend sind die Formen I - III (Entstehung und Reifung der Schollen), IV (Speicherung) und VI (Restzelle). Diese Typen sind bei allen von mir untersuchten Arten vorhanden.

Das gehäufte Auftreten von Zellen mit Strukturen des Abbau-stoffwechsels (Multivesikuläre Körper, Lamellenkörper, autophage Vakuolen) am distalen Ende des Ästheten, wo auch die "leeren" Sekretzellen (Typ VI, VIII und X) liegen, läßt vermuten, daß diese Zellen schließlich wieder abgebaut werden.

3.2. Die Aufgabe der Sekretzellen

Das Schicksal der Schollensubstanz wurde bereits angedeutet. Ich bin sicher, daß eine Sekretion nach distal erfolgt.

BOYLE (1974) vermutet, daß die Substanzen der Sekretzellen nach proximal durch den Faserstrang dem Tier zugeführt werden. Das halte ich für unwahrscheinlich. Die Sekrete werden proximal gebildet und verlagern sich im weiteren Verlauf immer mehr nach distal. Auch spricht gegen BOYLE's Annahme, daß man in den Fasern der Sekretionszellen nur selten Granula findet, jedenfalls sicher nicht häufiger als etwa in denen der Wandzellen. Die Fasern der Sekretzellen dienen meiner Meinung nach der Versorgung der Zellen mit Nährstoffen, vielleicht auch noch dem Abtransport von Stoffwechselprodukten. Die Mikrotubuli in den Fasern sind mit diesem Stofftransport in Zusammenhang zu bringen.

Somit bleiben prinzipiell zwei Möglichkeiten: einmal könnte die Substanz nach außen abgegeben werden, andererseits könnten im Ästheten Stoffwechselprodukte gespeichert werden, wie VON KNORRE (1925) vermutet.

Gegen die zweite Möglichkeit spricht die Entwicklung des Zelltyps IV zu VI. Die Schollen bleiben nicht erhalten.

Eine ganze Reihe von Befunden macht die erste Möglichkeit sehr wahrscheinlich. Der Entwicklungszyklus der Sekretzellen spricht eindeutig für eine Sekretabgabe. Die Zellen vom Typ VI sind distal offen, oft werden auch noch die Stege zwischen den ehemaligen Schollen aufgelöst. Am distalen Ende fand ich sowohl bei Typ V (Chiton olivaceus) als auch bei Typ VI (Lepidopleurus cajetanus) als auch bei Typ IV (Acanthochiton fascicularis) innerhalb wie außerhalb der Zelle Vesikel, die morphologisch voneinander nicht zu unterscheiden sind. Offenbar wird die Schollensubstanz nicht direkt abgegeben; sie ist wohl nur die Speicherform. Es findet eine chemische Veränderung statt, denn die Vesikel zeigen einen sehr hellen Inhalt im Gegensatz zu den Schollen (Typ IV). Die "leeren" Sekretzellen werden offenbar wieder abgebaut. Auch ältere Ästheten besitzen nicht mehr von ihnen als die jüngeren.

Weitere Stützen für meine Ansicht sind einerseits die Struktur der Hauptkappe, die einen Durchtritt von Material nach außen zuläßt, andererseits der Befund, daß man im Netzwerk und in den Poren der Kappe manchmal granuliertes Material findet, das proximal konzentriert ist.

In vielen Fällen sieht man in REM - Aufnahmen, daß eine Schicht die Hauptkappe bedeckt; sehr viel seltener läßt sich derartiges in TEM - Bildern feststellen. Hier ist sie identisch mit dem Periostrakum; dort könnte es außerdem ausgetretenes Sekret sein, das auf der Kappe liegt. Formolfixierte Präparate (REM) besitzen eine derartige Schicht ebenso selten wie Ästheten in TEM - Aufnahmen.

Wozu dienen diese Sekrete? Dafür habe ich nur wenig Hinweise. Es wäre denkbar, daß die Makrästheten eine Schutzsubstanz gegen den Bewuchs von Mikroorganismen oder gegen Seeigelfraß abscheiden, welche sicher auch die Kappe angreifen würden. Die Hauptkappen sind meist frei von Organismen, jedenfalls sind sie weit weniger verunreinigt als ihre Umgebung.

Die Versuche mit trockenliegenden Individuen von Chiton olivaceus zeigen, daß hier die Sekretabgabe zunimmt. Das Sekret könnte den Ästheten vor Austrocknung schützen. Das ist aber wahrscheinlich nicht seine einzige Aufgabe. Die Sekretzellen der anderen beiden Arten, die freiwillig wohl nie außerhalb des Wassers zu finden sind, sind ebenso gut ausgebildet wie die von Chiton olivaceus. Allerdings wäre auch für diese ein Schutz der Ästheten vor Austrocknung notwendig, wenn die Tiere von ihrer Unterlage gerissen und zusammengerollt an den Strand gespült werden.

Eine weitere Beobachtung kann dahingehend interpretiert werden, daß die Ästheten Abwehrfunktion haben (dies würde auch die Häufigkeit und die gleichmäßige Verteilung der Ästheten verständlicher machen): Bei Acanthochiton fascicularis findet man die Organismen, die in das Hohlraumssystem zwischen den Tegmentalhöckern gelangten, in Aggregaten zusammengeballt; sie lassen sich durch eine Anfärbung mit Mallory's Azur II Methylenblau von den Organismen auf der Schalenoberfläche unterscheiden. Das Hohlraumssystem ist durch die kleinen Kanäle in den Tegmentalhöckern mit deren Plateaux verbunden, wo die Ästheten münden. Es besteht die Möglichkeit, daß das Sekret so in die Hohlräume gelangt.

Die Wandzellen der lateralen Faserstränge von Acanthochiton fascicularis produzieren gehäuft Sekrete, die vielleicht denen der Sekretzellen vergleichbar sind. Die Bildung der Sekretgranula verläuft wie bei den Sekretzellen. Das Primärprodukt wird in ER - Zisternen gespeichert, Golgiapparate schnüren Golgivesikel ab, die sich mit dem Zisterneninhalt vereinigen. Die Substanz wird zunehmend elektronendichter. Für diesen Entwicklungsgang spricht, daß Zwischenstufen von Granula und ER - Zisternen existieren und daß die Golgivesikel mit diesen verschmelzen. Vielleicht diffundiert das Sekretmaterial durch die hier sehr dünne Schicht des Tegmentums nach außen.

4. Die Zentralzellen

Die denkbare Funktion der Zentralzellen einzuengen ist sehr schwierig. In ihrem Erscheinungsbild sind sie bei allen Arten ähnlich. Bei Chiton olivaceus sind sie etwas reduziert (keine Cilien, geringe Größe).

Ihre Lage im distalen Bereich der Ästheten, der Besitz von Mikrovilli und Cilien sowie ihre Feinstruktur sprechen für eine Sinnesfunktion. Sehr wahrscheinlich sind sie innerviert.

Im distalen Zellabschnitt findet man helle Vesikel. Die Zellen sind miteinander durch Desmosomen und proximalwärts anschließende septierte Zellhaften verbunden. Solche Zellhaften sind bei Turbellarien, Mollusken, Anneliden und Arthropoden weit verbreitet (STORCH und WELSCH 1970, 1977, GILULA und SATIR 1971, GILULA 1974, STRAEHELIN 1974). Septierte Zellhaften sind als Verbindungsstellen von niedrigem elektrischem Widerstand bekannt (LOEWENSTEIN et al. 1965). Häufig findet man septierte Zellhaften bei Chemorezeptoren von Insekten (ERNST 1969, THURM 1971). Die Feinstruktur dieser Zellen gleicht derjenigen der Zentralzellen. Auch distal liegende, helle Vakuolen sind von Chemorezeptoren bekannt, allerdings in erster Linie bei Vertebraten (DE LORENZO 1963). Hier ist auch Chemorezeption in Verbindung mit Sekretion häufig (z.B. GRAZIADEI und TUCKER 1968).

Die Zentralzellen könnten Chemorezeptoren sein. Wie bei vielen derartigen Organen (z.B. ERNST 1969) ragen Mikrovilli und Cilien in eine extrazelluläre Substanz, die mit der Umwelt in Verbindung steht. Die Feinstruktur der Zentralzellen spricht sicher nicht gegen meine Interpretation. Mit solchen Rezeptoren könnten zum Beispiel Seeigel, die im gleichen Biotop leben und die Kappen anfressen könnten, wahrgenommen werden. Daraufhin könnte Abwehrsekret abgesondert werden. Wenn die beschriebenen

(S. 47 und 69) Fortsätze aus den Fasersträngen wirklich neurosekretorische Fortsätze sind (ihre Struktur spricht sehr dafür), so könnten sie die vermutete Abwehrreaktion der Ästheten auslösen. Diese Hypothese müßte durch Verhaltensversuche überprüft werden. Lepidopleurus cajetanus hat die am besten ausgebildeten Zentralzellen. Gerade für diese Art wäre eine rechtzeitige Wahrnehmung von Feinden besonders wichtig, da hier in weiten Bereichen das Artikulamentum fehlt; die Faserstränge ziehen dort direkt zum Rückenepithel; ein Befall von beschädigten Ästheten durch Mikroorganismen und ihre Zerstörung wäre hier besonders schwerwiegend.

5. Die Mikrästheten

Bei den Mikrästheten ist es noch schwieriger, eine bestimmte Funktion zu postulieren. Mikrästheten gibt es bei allen Arten, aber nicht alle Ästheten besitzen derartige Zellen. Wo die Mikrästheten fehlen, ist damit kein Ausfall eines anderen Zelltyps verbunden. Daraus kann man schließen, daß Makro- und Mikrästheten unterschiedliche Aufgaben haben. Auffällig ist in den meisten Fällen die große Dichte der Mikrästheten (bis zu $2759/\text{mm}^2$).

Während eine Innervierung der Zentralzellen sehr wahrscheinlich ist, ist dieses Problem bei den Mikrästheten ungeklärt. Diesen Punkt will ich zuerst behandeln.

VON KNORRE (1925) hat gezeigt, daß die Ästheten mit dem Nervensystem in Verbindung stehen. Im proximalen Bereich findet man immer Fasern, die aufgrund ihrer Feinstruktur wahrscheinlich Neuriten sind. Nur bei den Schalenaugen sind die Bündel ganz von Zellen umhüllt (BOYLE 1969, PAAS 1978). Lepidochitona cinereus hat 10 - 20 derartige Fasern (BOYLE 1974). Bei Chiton olivaceus sind es 13 - 25, bei Lepidopleurus cajetanus etwa 12, bei Acanthochiton fascicularis (median) 8 - 12 bzw. etwa 5 (lateral). Zentralzellen gibt es bei Lepidochitona cinereus ungefähr 5, Acanthochiton fascicularis hat median 4 - 5 und lateral 1 - 3. Die Anzahl

der Sehzellen beträgt 1 - 4 (außer bei Acanthochiton fascicularis (lateral); die Lamellenzellen sind aber wahrscheinlich den Sehzellen homolog, s. S.98). Da nie eine Verzweigung von Neuriten beobachtet wurde, ist es wahrscheinlich, daß weitere Zellen in Ästheten innerviert sind. Die Anzahl der Neuriten spricht eindeutig für eine Innervierung der Mikrästheten. Das ist allerdings nur ein indirekter Beleg.

Die Struktur der Mikrästheten spricht sicher nicht gegen eine Sinnesfunktion: distale Mikrovilli, Mikrotubuli im Zytoplasma, das Vorkommen von Hüllzellen. Auch der Besitz einer oft kompliziert gebauten Kappe an der Grenzfläche zur Umwelt ist ein Indiz für meine Vermutung.

Die Nebenkappen variieren stark in ihrer Struktur. Bei Onithochiton neglectus (BOYLE 1976), Chiton marmoratus (HAAS und KRIESTEN 1978), Ch. olivaceus, Ch. canariensis, Lepidopleurus cajetanus und Acanthochiton fascicularis (median) finden wir innere Poren, nicht dagegen bei Lepidochitona cinereus (BOYLE 1974) und Acanthochiton fascicularis (lateral). Diese uneinheitlichen Befunde machen eine Aussage über die funktionelle Bedeutung der Poren unmöglich. Ich halte es für unwahrscheinlich, daß ein Stoffaustausch mit der Umwelt durch die Nebenkappe hindurch erfolgt.

Somit bleibt die Funktion der Mikrästheten ungeklärt. Ich halte sie für Sinneszellen. Die deutlich verschiedenen physiologischen Zustände der Mikrästheten konnten nicht erklärt werden.

6. Die Ästheten als Lichtsinnesorgane

Durch die Arbeiten von EAKIN und seinen Mitarbeitern (1963, 1965 und viele andere) über Photorezeptoren von Wirbellosen ist das Interesse über den Ursprung der Photorezeptoren stark angestiegen. Inzwischen wurden viele Arten untersucht, unter anderem Turbellarier (z.B. BEDINI und LANFRANCHI 1974,

CARPENTER et al. 1974), Sipunculiden (HEKMANS und EAKIN 1969, 1970), Anneliden (z.B. RÖHLICH et al. 1970, KERNEIS 1975, EAKIN et al. 1977) und Mollusken. Sowohl Cephalopoden (z.B. YAMAMOTO et al. 1965), Gastropoden (z.B. RÖHLICH und TÜRÖK 1964, EAKIN und BRANDENBURGER 1967 a, b, c, d, 1974, STOLL 1973), Lamellibranchier (z.B. MILLER 1958, BARBER et al. 1967, BARBER und WRIGHT 1969) als auch Polyplacophoren (BOYLE 1969, HAAS und KRIESTEN 1978) wurden bearbeitet.

Da aus den Ästheten der Polyplacophoren mehrere Typen von Linsenaugen entstanden sind, könnte ihre Untersuchung zu einem besseren Verständnis der Evolution von Photorezeptoren beitragen.

6.1. Die Sehzellen

Alle Arten, deren Ästheten elektronenmikroskopisch untersucht sind, besitzen Sehzellen, wenn auch nicht in jedem dieser Organe. BOYLE (1974) fand in Ästheten von Lepidochitona cinereus ein Gebiet von Mikrovilli und ein weiteres mit Membranstapeln. Er konnte sie aber zueinander nicht in Beziehung setzen und in sein Ästhetenschema einbauen. HAAS und KRIESTEN untersuchten diese Art ebenfalls und erwähnen die Sehzelle in ihrer Arbeit über die intrapigmentären Augen von Chiton marmoratus (1978). Nach meinen Untersuchungen besitzen nicht nur Vertreter der Ischnochitonina - nur in dieser Gruppe wurden bisher Schalenaugen gefunden - Sehzellen, sondern auch Vertreter der primitiver organisierten Lepidopleurina und der relativ hoch entwickelten Acanthochitonina. Das läßt vermuten, daß Sehzellen regelmäßige und phylogenetisch alte Bestandteile voll entwickelter Ästheten sind.

In ihrer Feinstruktur gleichen die Sehzellen der Ästheten sehr stark sowohl denen der extra- und intrapigmentären Schalenaugen (BOYLE 1969, HAAS und KRIESTEN 1978) als auch den Photorezeptoren anderer Invertebraten (YAMAMOTO et al. 1965, EAKIN und BRANDENBURGER 1967 a - d, RÖHLICH

et al. 1970, KERNEIS 1975). Es sind typische rhabdomere Lichtsinneszellen (sensu EAKIN 1972). Wo Cilien auftreten, sind sie nicht modifiziert. Stapel von agranulärem ER, zahlreiche Vesikel, gehäuftes Auftreten von Mitochondrien, Glycogen, Mikrotubuli, multivesikuläre Körper und autophagische Vakuolen sind charakteristische Strukturen solcher Lichtsinneszellen.

Die Vesikel werden von den ER - Stapeln abgeschnürt. Das entspricht den Beobachtungen bei Limax flavus (KATAOKA, in EAKIN und BRANDENBURGER, 1976); bei Helix aspera dagegen werden sie vom Golgiapparat gebildet (EAKIN und BRANDENBURGER 1976). Das deutet auf verschiedene Möglichkeiten bei der Bildung dieser Vesikel hin. CARPENTER et al. (1974) und EAKIN und BRANDENBURGER (1976) beobachteten bei Dugesia bzw. bei Ariolimax, daß sie mit der distalen Zellmembran fusionieren. EAKIN und BRANDENBURGER (1970, 1976) zeigten, daß bei Helix aspera Photopigmente oder deren Vorstufen in den Vesikeln nach distal transportiert werden. Die Mikrotubuli sind eventuell an diesem Transport mitbeteiligt (EAKIN 1972).

Eine Beteiligung der Vesikel an der Photorezeption ist auch durch meinen Befund, daß in dunkeladaptierten Sehzellen von Chiton olivaceus weniger Vesikel vorkommen, wahrscheinlich. Gleiches beobachten EAKIN und BRANDENBURGER (1968) bei Helix aspera und BEDINI et al. (1977) bei Dalyellia viridis. Die Zunahme von Glycogen bei den dunkeladaptierten Sehzellen von Chiton olivaceus läßt vermuten, daß vorwiegend bei Belichtung Energie verbraucht wird.

Abbauende Zellorganelle sind in Sehzellen häufig. Man findet sie beispielsweise bei Mollusken (z.B. EAKIN und BRANDENBURGER 1976) und bei Arthropoden (Übersicht in KOLB 1974). In den Sehzellen der drei von mir untersuchten Arten fand ich distal, bis hin zu den Mikrovilli, multivesikuläre Körper, proximal dagegen fast ausschließlich Lamellenkörper und autophagische Vakuolen. Die multivesikulären Körper werden

eventuell zu Lamellenkörpern und zu autophagen Vakuolen (SMITH und FARQUHAR 1966, KOLB 1974). Bei mehreren Arthropoden fand man eine Abnahme der multivesikulären Körper bei Dunkeladaptation (EGUCHI und WATERMAN 1967, FURTON und STOCKHAMMER 1969). Andere Arten dagegen zeigen keine signifikanten Veränderungen (KABUTA et al. 1968, KOLB 1974). Dies entspricht meinen Befunden bei Chiton olivaceus.

6.2. Die Lamellenzellen

Lamellenzellen fand ich nur in den lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis. Ich halte diese Zellen für abgedrängte Sehzellen, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Alle untersuchten Arten besitzen Sehzellen. Da die lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis reduzierte Gebilde sind, vermute ich, daß sie einmal, wie die vollentwickelten medianen Ästheten, normale Sehzellen besaßen. Auch ist es nicht wahrscheinlich, daß reduzierte Ästheten einen grundlegend neuen Zelltyp entwickeln.
2. Die Feinstruktur von Sehzelle und Lamellenzelle ist auffallend ähnlich. Bei beiden findet man Stapel von agranulärem ER, helle Vesikel, Mikrotubuli, ein gehäuftes Auftreten von Mitochondrien, Glycogen, multivesikuläre Körper und autophage Vakuolen. Das Erscheinungsbild der Zellkerne ist ähnlich. Es weist wie die anderen Zellorganelle auf eine starke Stoffwechselaktivität hin.
3. Die Lamellenzelle gleicht in ihrer Feinstruktur den Sehzellen anderer Mollusken (MILLER 1958, BARBER et al. 1967, BARBER und WRIGHT 1969).
4. Die Sehzellen von Acanthochiton fascicularis besitzen regelmäßig gut ausgebildete Cilien. Die Lamellenzellen haben modifizierte Cilien. Beide Formen sind nach distal gerichtet.

5. Sowohl Sehzellen als auch lamellenzellen liegen in der Peripherie des Ästhetenkörpers.
6. In den Schalenaugen von Onithochiton neglectus fand BOYLE (1969) ähnliche Zellen. Auch diese halte ich für abgedrängte Sehzellen. Sie besitzen ebenfalls extrazelluläre Lamellengebilde, die aus Cilienmembranen entstehen. Der Ansicht von HAAS und KRIESTEN (1978), daß diese Lamellen den Stapeln des agranulären ER vergleichbar seien und nicht von Cilienmembranen abstammen, kann ich nicht folgen. Einmal hat BOYLE (1969) ihre Verbindung mit Cilien eindeutig nachgewiesen. Zum anderen ist sowohl ihre Lage als auch ihre Feinstruktur verschieden von den Membranstapeln des agranulären ER; sie gleichen den Lamellen der Lamellenzellen.
7. Aus einem lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis ziehen etwa fünf Neuriten in den Faserstrang. Dies macht eine Innervierung der Lamellenzellen wahrscheinlich (ein solcher Ästhet hat 1 - 3 Zentralzellen und 0 - 1, selten mehr Mikrästheten, die eventuell auch innerviert sind).

Nach der Nomenklatur von EAKIN (1972) ist die Lamellenzelle ein ciliärer Photorezeptor.

6.3. Zur Evolution von Photorezeptoren

6.3.1. Vermutungen über die Beziehungen zwischen rhabdomeren und ciliären Photorezeptoren

EAKIN stellte 1963 die Hypothese auf, daß zwei Grundtypen von Photorezeptoren existieren, der rhabdomere und der ciliäre. Beim rhabdomeren Typ liegt das Photopigment in Auffaltungen oder Fortsätzen des Plasmalemmas, während es beim ciliären Photorezeptor in vergrößerten Cilienmembranen konzentriert ist. Wo beim rhabdomeren Typ Cilien vorkommen, sind sie an der Oberflächenvergrößerung der Sehzelle unbeteiligt. Mit

dem Sehvorgang haben sie nichts zu tun. Weiter vermutete EAKIN, daß für Protostomier der rhabdomere, für Deuterostomier der ciliäre Typ charakteristisch seien.

Die Mehrzahl der Untersuchungen stützen EAKINS Hypothese. Es gibt jedoch auch eine Reihe von Befunden, die ihr widersprechen. Man fand ciliäre Photorezeptoren bei Turbellariern (EHLERS und EHLERS 1977), bei Larven von Trematoden (WILSON 1970, DORSEY und STIREWALT 1971, PROOKER 1972, LYONS 1972), bei Mollusken (MILLER 1958, YANASE und SAKAKOTO 1965, BARBER et al. 1967, BARBER und WRIGHT 1969), bei Anneliden (z.B. KRASNE und LAWRENCE 1966, ERMAK und EAFIN 1976 (dort weitere Literaturangaben)). Auch kommen bei Deuterostomiern rhabdomere Photorezeptoren vor (EAKIN 1972, YANAKOTO and YOSHIDA 1978).

VANFLETEREN und COOMANS (1976) halten Cilien für den Ausgangspunkt bei der Entstehung von Photorezeptoren. Beim rhabdomeren Typ sollen sie die Bildung der Mikrovilli induzieren. Als Beweis führen sie an, daß viele rhabdomeren Photorezeptoren Cilien oder Basalkörper besitzen, wie es auch beispielsweise bei verschiedenen Polyplacophoren der Fall ist (Chiton marmoratus (HAAS und KRIESTEN 1978), Onithochiton neglectus (BOYLE 1969), Acanthochiton fascicularis (median)). EAKIN et al. (1977) entgegnen, daß Photorezeptoren aus dem Ektoderm entstehen; dieses Keimblatt ist im typischen Fall mit Cilien besetzt. Demnach bilden sich rhabdomere Sehzellen durch eine verschieden starke Reduktion der Cilien und eine davon unabhängige Ausbildung von Mikrovilli, wie ich das in Abb. 49 (a - e) dargestellt habe. Die andere, hiervon unabhängige Linie entsteht durch eine Auffaltung der Cilienmembran (Abb. 49, a, f, g).

Aufgrund meiner Befunde an Acanthochiton fascicularis vermute ich, daß es noch einen zweiten Weg zur Herausbildung von ciliären Photorezeptoren gibt. Offenbar hat sich dort auf den Lateralfeldern ein ciliärer Photorezeptor (Lamellenzelle) aus einer rhabdomeren Sehzelle entwickelt

(Abb.49,h). Die Feinstruktur der Lamellenzelle spricht dafür, daß diese aktiv ist. Das müßte allerdings noch mit Hilfe von elektrophysiologischen Methoden überprüft werden.

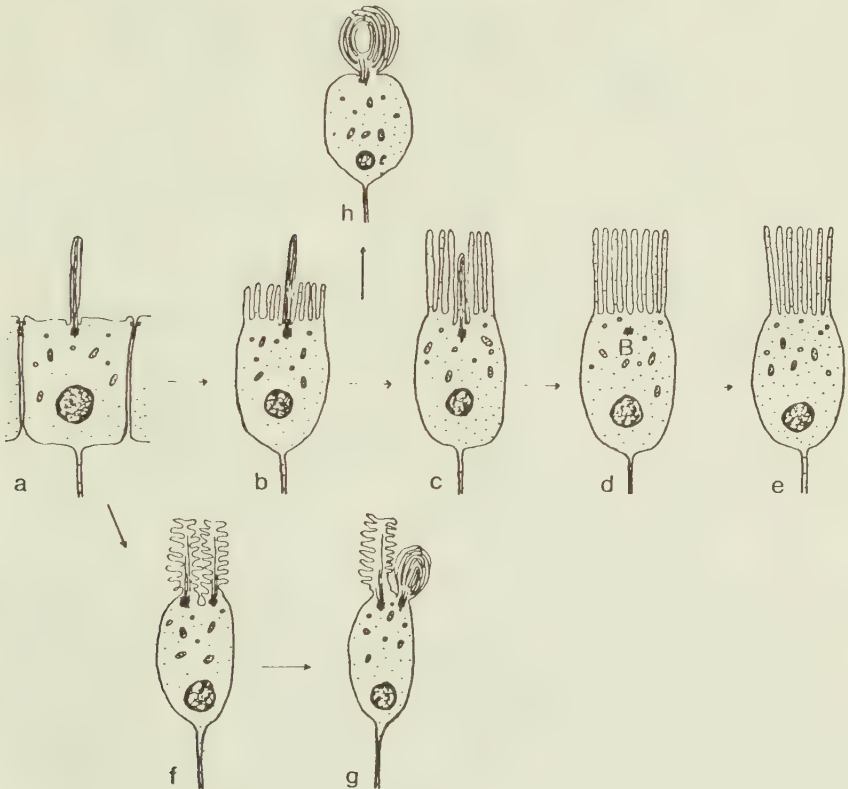


Abb.49: Mögliche Entstehung von rhabdomeren und ciliären Photorezeptortypen. a ursprüngliche ektodermale Sinneszelle. b - e rhabdomere Sehzellen, f - h ciliäre Sehzellen. Erklärung im Text (S. 99 - 102). B Basalkörper.

Wenn diese Vermutung richtig ist - und die Ergebnisse sowohl bei Acanthochiton fascicularis wie die Befunde an den extrapigmentären Augen von Onithochiton neglectus (BOYLE 1969) sind gute Hinweise dafür -, so gibt es zwei Wege der Entstehung von ciliären Photorezeptoren: Einmal die direkte

Bildung (Abb.49, a, f, g) und zum anderen die indirekte Bildung (a, b, h) über rhabdomere Photorezeptoren, die ihre Cilien nicht verloren haben. Ein Teil der Ausnahmen von EAKINS Hypothese sind vielleicht auf dem zweiten Weg entstanden. Ich betone aber, daß es sich hier um Hypothesen handelt, doch "speculation makes research exciting and offers a challenge to both advocate and critic" (EAKIN und BRANDENBURGER, 1976, p.209).

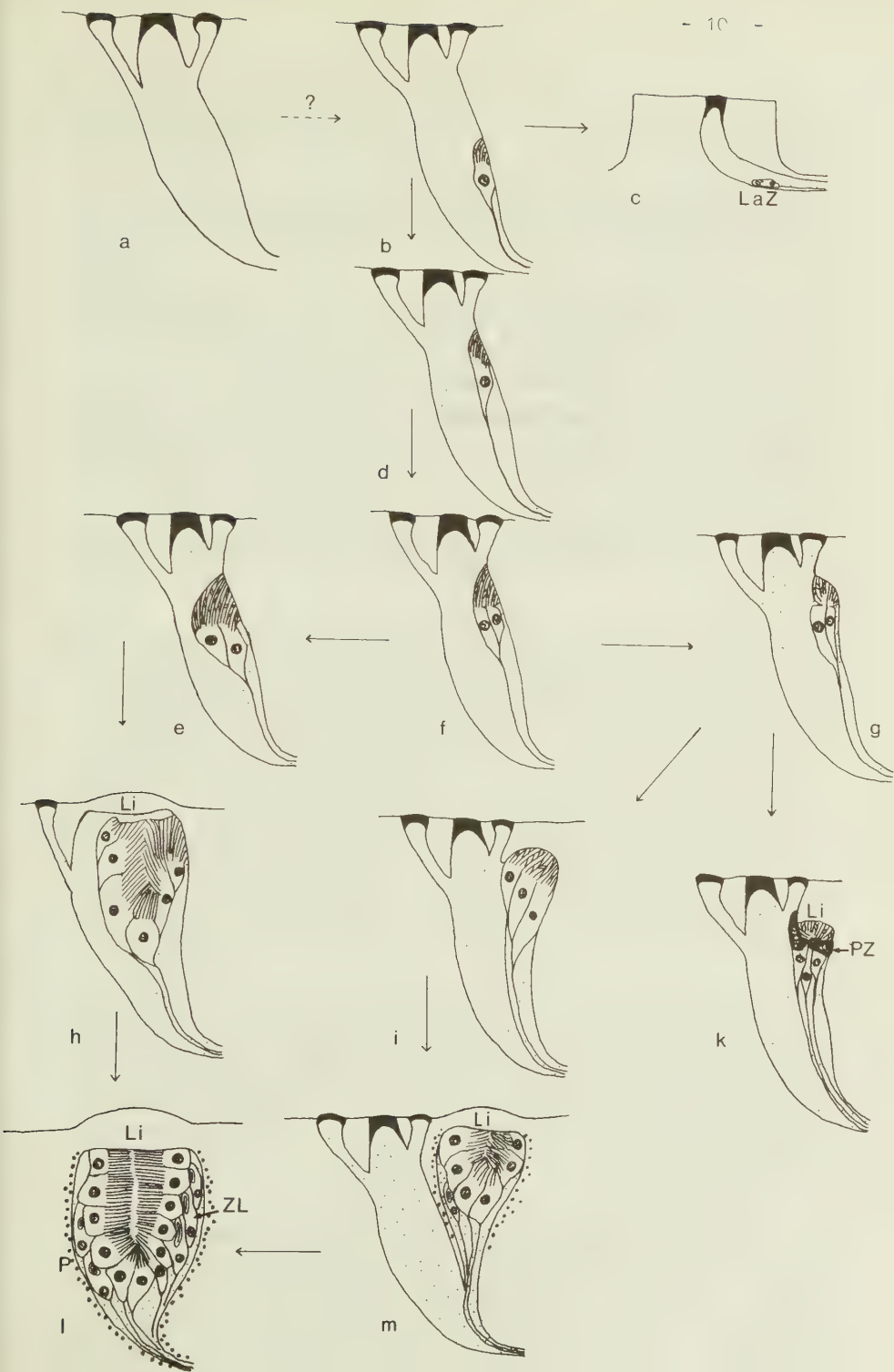
6.3.2. Versuch einer Rekonstruktion der Evolution von Schalenaugen

Die Schalenaugen der Polyplacophoren sind aus Ästheten entstanden. Diese Ansicht wurde seit ihrer Entdeckung nie bestritten (s. FISCHER 1975).

Im folgenden will ich versuchen, anhand meiner Ergebnisse sowie der von BOYLE (1969) und HAAS und KRIESTEN (1978) die Evolution der zwei Typen von Schalenaugen zu rekonstruieren. Siehe dazu Abbildung 50.

Am Anfang dieser Überlegung steht ein Ästhet, dessen Sehzellen relativ weit proximal liegen (b), wie es bei Lepidopleurus cajetanus und auch bei Lepidochitona cinereus (HAAS und KRIESTEN 1978) der Fall ist. Ob vorher noch ein Ästhet ohne Sehzellen (a) anzunehmen ist, bleibt unklar. Meine Befunde deuten eher darauf hin, daß die Sehzelle ein primärer Zelltyp im Ästheten ist. Die Ästheten von Acanthochiton fascicularis (lateral) sind eine Seitenentwicklung (c).

Abb.50: Mögliche Entwicklungsreihen von Ästheten zu Schalen-
augen. a - g Ästheten; k intrapigmentäres Auge, l extrapig-
mentäres Auge. Erklärung im Text (S.102 - 106). Li Linse,
LaZ Lamellenzelle, Pi Pigment, PZ Pigmentzelle, ZL Zelle
mit Lamellenkörper.



Im weiteren Verlauf der Augenentwicklung verlagern sich die Sehzellen nach distal (d). Acanthochiton fascicularis (medion) stellt ein Modell für diesen Zustand dar: Hier können Sehzellen im Ästhetenkörper sowohl distal als auch proximal liegen. Meistens sind sie weiter distal zu finden.

Das nächste Stadium entsteht durch eine Vermehrung der Sehzellen (f). Sie kann einerseits zu einer seitlichen Ausbuchtung des Ästheten führen (g), andererseits zu einer Zurückdrängung der anderen Zelltypen im Ästheten (e). Gleichzeitig wird die Lage der Sehzellen auf eine Seite des Ästheten fixiert. Sowohl Typ f als auch g und e kommen bei Chiton olivaceus vor. Diese Art kann als Modellfall für einen Verzweigungspunkt zu verschiedenen Entwicklungslinien angesehen werden. Drei solcher Entwicklungslinien zu Schalen- augen lassen sich von hier aus vorstellen.

Eine Entwicklungslinie führt von Typ g zum intrapigmentären Auge (k). Bei vielen Ästheten von Chiton olivaceus wird die Grenze zwischen Rhabdomeren und Zellkörpern von Wandzellen eingeschnürt. An dieser Stelle findet man bei den intrapigmentären Augen die Pigmentzellen (NOWIKOFF 1909, HAAS 1978). Sie könnten aus Wandzellen entstehen. Über den Sehzellen wird vom Tegmentum eine kleine Linse ausgebildet.

Zum extrapigmentären Schalenauge (l) sind zwei Entwicklungslinien denkbar: eine über e und h, eine andere über g, i und m.

Bei der ersten Reihe verdrängen die Sehzellen die anderen Zelltypen im Ästheten allmählich. Schließlich verschwindet auch die Kappenbildungszelle (Zelle, die die Hauptkappe ausbildet und dann zugrunde geht, VON KNORRE 1925, HAAS und KRIESTEN 1974).

Der zweite Weg führt zu einer allmählichen Loslösung der Sehzellen vom Megalästheten. Beide Male wird im Tegmentum Pigment abgelagert und über den Sehzellen eine Kalklinse gebildet.

Beide skizzierten Wege sind prinzipiell denkbar; für wahrscheinlicher halte ich den zweiten Weg, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Die extrapigmentären Augen besitzen nach den Befunden von BOYLE (1969) keine Wandzellen in ihrem distalen und mittleren Abschnitt, sondern nur im proximalen Bereich und im Faserstrang. Ein derartiges Erscheinungsbild ist bei der Entwicklung nach dem zweiten Weg zu erwarten, da hier nur proximal Wandzellen "mitgenommen" werden. Bei der ersten Linie würden die überall vorhandenen Wandzellen verdrängt. Selbst bei den lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis, die stark reduziert sind, findet man Wandzellen noch in allen Bereichen. Bei einer Entstehung nach dem ersten Weg würde man eher zumindest eine dünne Schicht von Wandzellen erwarten.
2. Ich halte die Lamellenzellen im extrapigmentären Auge von Onithochiton neglectus für abgedrängte Sehzellen. Bei einer Entstehung über den ersten Weg wäre zu erwarten, daß ihre Verteilung asymmetrisch ist. Das ist nicht der Fall.
3. Es wurden nie Sekretzellen in extrapigmentären Augen gefunden. Dies wäre bei einer Evolution über die erste Linie zumindest möglich, nicht aber bei einer Entwicklung über den zweiten Weg.
4. Nach BOYLE (1969) gibt es manchmal Formen, die Typ m in Abbildung 50 gleichen. Auch ich habe in einer Schale von Onithochiton hirasei einen derartigen Umriß in einer Bruchkante gefunden (REM). Allerdings wären solche Formen auch bei einer Entwicklung nach der ersten Entwicklungsreihe möglich; hier wären sie von Doppelästheten abzuleiten, dessen einer Teil zu einem Auge geworden ist. Doppelästheten sind aber nicht sehr häufig, und Formen wie m (Abb.50) sollten eine Rarität darstellen.

Da Chiton olivaceus selbst innerhalb einer Population eine große Variabilität in der Lage der Sehzellen zeigt, müßten

jetzt Individuen aus anderen Gebieten untersucht werden.
Vielleicht findet man weitere Übergangsstadien zu Schalen-
augen, die es erlauben, noch besser gestützte Aussagen über
die Evolution von Schalenaugen zu machen.

E ZUSAMMENFASSUNG

Die Schalenoberfläche und die Ästheten von Chiton olivaceus, Lepidopleurus cajetanus und Acanthochiton fascicularis (Mollusca: Polyplacophora) wurden licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

Die Strukturierung der Schalenoberfläche ist bei den drei Arten verschiedenartig ausgeprägt. Bei Lepidopleurus cajetanus und Acanthochiton fascicularis münden die Ästheten, die in großer Anzahl im Tegmentum sitzen, auf Tegmentalhöckern, während sie bei Chiton olivaceus, das keine derartigen Gebilde besitzt, recht gleichmäßig verteilt sind. In allen Fällen sind die Ästhetenendigungen zur Umwelt exponiert.

Das Tegmentum ist bei Acanthochiton fascicularis lateral stark eingeschränkt; zwischen den Tegmentalhöckern ist nur eine dünne Schicht vorhanden. Hier ist ein Hohlraumsystem ausgebildet, das von einer groben organischen Schicht begrenzt wird und durch kleine Kanäle in den Tegmentalhöckern mit der Umwelt in Verbindung steht.

Die Hauptkappe, die jeder Ästhet distal an der Schalenoberfläche besitzt, bleibt meist länger frei von Algenbewuchs als die Schalenbezirke zwischen ihnen. Die Hauptkappe ist perforiert und gestattet einen Durchtritt von Substanzen.

Die Ästheten der drei Arten sind recht einheitlich gebaut: fünf Zelltypen (Sekretzellen, Zentralzellen, Sehzellen, Mikrästhenzellen und Wandzellen) kommen regelmäßig vor; allerdings fehlen manche bei einzelnen Ästheten.

Die Ästheten in den lateralen Schalenbezirken von Acanthochiton fascicularis sind stark reduziert, haben aber prinzipiell noch sämtliche Zelltypen.

Die Sekretzellen, die den meisten Raum in den Ästheten einnehmen, entstehen proximal aus Sekretbildungszellen. Die Sekretschollensubstanz wird aus mehreren Komponenten zusammengesetzt. Sie wird gespeichert und schließlich distal abgegeben. Die "leeren" Sekretzellen werden dann abgebaut.

Vermutlich gelangt das Sekret durch die Kappe nach außen. Adaptationsversuche lassen vermuten, daß es einer Austrocknung von bei Ebbe trockenliegenden Tieren vorbeugt; vielleicht hemmt es auch das Wachstum von Algen auf den Schalenplatten.

Die Zentralzellen sind bei den verschiedenen Arten unterschiedlich stark ausgeprägt. Aufgrund ihrer Lage im Ästheten und ihrer Feinstruktur könnte es sich hier um Chemo-rezeptoren handeln.

Die Mikrästheten, die seitlich vom Hauptstamm der Ästheten nach oben abzweigen, bilden an der Schalenoberfläche ebenfalls jeweils eine Kappe aus. Diese besitzt innere Foren, die distal und proximal von einer homogenen Schicht bedeckt sind. Nur bei den lateralen Ästheten von Acanthochiton fascicularis fehlen die Foren. Die Funktion der Mikrästheten ist unklar; es gibt aber Hinweise, daß sie innerviert sind und Sinneszellen darstellen.

Bei allen drei Arten liegen in der Peripherie vieler Ästheten mehrere Sehzellen. Sie sind typische rhabdomere Photorezeptoren. Bei Acanthochiton fascicularis (median) haben sie im Rhabdomer unmodifizierte Cilien. Dunkeladaptierte Sehzellen weisen gegenüber helladaptierten Veränderungen in der Feinstruktur auf.

Bei den lateralen, stark reduzierten Ästheten von Acanthochiton fascicularis finden wir anstelle der Sehzellen Lamellenzellen. Sie sind wahrscheinlich aus normalen Sehzellen entstanden. Die Lamellenzellen sind ciliäre Photorezeptoren. Hier haben wir einen Fall, wo sehr wahrscheinlich rhabdomere Sehzellen zu ciliären umgebildet wurden.

Die Sehzellen von Chiton olivaceus können aufgrund ihrer Lage im Ästheten als Zwischenstufe in der Evolution von Schalenaugen interpretiert werden. In vielen Fällen gleichen sie intrapigmentären Augen, denen die Pigmentzellen fehlen. Aber auch die Herausdifferenzierung von extrapigmentären Augen könnte von derartigen Formen ausgegangen sein. Zwei Wege sind hier vorstellbar; wahrscheinlich haben sich die Sehzellen bei diesem Prozeß vom Ästhetenstamm gelöst.

LITERATURVERZEICHNIS

- AREY, L.B. and CROZIER, W.J.: The sensory responses of Chiton.
J. exp. Zool. 29, 157-260, 1919
- BARBER, V.C. et al.: The fine structure of the eye of the
mollusc Pecten maximus. Z. Zellforsch. 76, 295-312, 1967
- BARBER, V.C. and WRIGHT, D.E.: The fine structure of the eye
and optic tentacle of the mollusc Cardium edule.
J. Ultrastruct. Res. 26, 515-528, 1969
- BAUER, K.: A behavioural light response in the chiton Stenoplax heathiana. Veliger 18, 74-78, 1975
- BEHRENS, M.: Photomechanical changes in the ommatidia of the
Limulus lateral eye during light and dark adaption.
J. comp. Physiol. 89, 45-57, 1974
- - - and KREBS, W.: The effect of light - dark adaption on
the ultrastructure of Limulus lateral eye retinular
cells. J. comp. Physiol. 107, 77-96, 1976
- BEDINI, C. and LANFRANCHI, A.: The fine structure of photo-
receptors in two otoplanid species. (Turbellaria,
Proseriata). Z. Morph. Tiere 77, 175-186, 1974
- - - et al.: Fine structural changes induced by circadian
light - dark cycles in photoreceptors of Dalyelliidae
(Turbellaria, Rhabdocoela). J. Ultrastruct. Res. 58,
66-77, 1977
- BLUMRICH, J.: Das Integument der Chitonen. Z. wiss. Zool. 52,
404-476, 1891
- BODIAN, D.: A new method for staining nerve fibres and nerve
endings in mounted paraffin sections. Anat. Rec. 65,
89-97, 1936
- BONGA, S.E.W.: Ultrastructure and histochemistry of neuro-
secretory cells and neurohaemal areas in the Pond Snail
Lymnea stagnalis. Z. Zellforsch. 108, 190-224, 1970
- BOYLE, P.R.: Fine structure of the eyes of Onithochiton neg-
lectus (Mollusca: Polyplacophora). Z. Zellforsch. 102,
313-332, 1969
- - - : The aesthetes of Chitons. 1. Role in the light response
of the whole animals. Mar. Behav. Physiol. 1, 171-184,
1972
- - - : The aesthetes of Chitons. 2. Fine structure in Lepido-
chitona cinereus. Cell Tiss. Res. 153, 383-398, 1974
- - - : The aesthetes of Chitons. 3. Shell surface observations.
Cell Tiss. Res. 172, 379-388, 1976

- - - : The staining of paraffin section of nervous tissues with activated protargol, the role of fixatives. Anat. Rec. 69, 153-162, 1937
- BRANDENBURGER, J.L. and EAKIN, R.M.: Pathway of incorporation of vitamin A into photoreceptors of a snail, Helix aspera. Vision Res. 10, 639-653, 1970
- BROOKER, B.E.: The sense organs of trematode miracidia. Zool. J. Linn. Soc. Suppl. 1, 51, 171-180, 1972
- BULLOCK, T.H. and HORRIDGE, G.A.: Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. San Francisco and London 1965
- BURTON, P.R. and STOCKHAMMER, K.A.: Electron microscopic studies of the compound eye of the toadbug, Gelastocoris oculatus. J.Morph. 127, 233-258, 1969
- CARPENTER, K.S. et al.: Ultrastructure of the photoreceptor of the planarian Dugesia dorotocephala. II. Changes induced by darkness and light. Cytobiol. 8, No. 2, 320-338, 1974
- CHARLES, G.H.: Sense organs (less Cephalopods), p 455-521. In: Physiology of Mollusca, vol. 2 (eds. WILBUR, K.M., YONGE, C.M.). New York and London 1966
- CHRISTIANSEN, M.E.: The life history of Lepidopleurus asellus. Nytt Magazine of Zool. 2, 52-72, 1954
- CLARK, A.W.: Fine structure of two invertebrate photoreceptor cells. J. Cell. Biol. 19, 14 A, 1963
- - - : The fine structure of the eye of the leech, Helobdella stagnalis. J. Cell Sci. 2, 341-348, 1967
- CRONLY-DILLON, J.R.: Spectral sensitivity of the scallop Pecten maximus. Science 151, 345-346, 1966
- CROZIER, W.J.: Note on the photic sensitivity of the chitons. Am. Nat. 54, 376-380, 1921
- DAKIN, W.J.: The eyes of Pecten, Spondylus, Amussium and allied Lamellibranchs with a short discussion on their evolution. Proc. roy. Soc. B 103, 355-365, 1928
- DE LORENZO, A.J.D.: Studies on the ultrastructure and histophysiology of all membranes, nerve fibres and synaptic junctions in chemoreceptors. Olfaction and Taste 5-17, 1963
- DE ROBERTIS, E.: Morphogenesis of the retinal rods. An electron microscope study. J. biophys. biochem. Cytol. 2, Suppl., 209-218, 1956

- DORSEY, C.H. and SHIREWALT, M.A.: *Schistosoma mansoni*: Fine structure of cercarial acetabular glands. *Exp. Parasit.* 30, 199-214, 1971
- DOUGLAS, L.: The photic responses of some chitons of Monterey Bay and vicinity. *Adv. Marine Invert. Nat. Hist. Reprt.* 45, Zool. Dept., Univ. Calif. Berkeley 1952
- EAKIN, R.M.: Lines of evolution of photoreceptors. *J. gen. physiol.* 46, 357A-367A, 1962
- - - : Lines of evolution of photoreceptors. In: *General physiology of cell specialisation*. New York 1963
 - - - : Evolution of photoreceptors. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 30, 363-370, 1966
 - - - : Structure of invertebrate photoreceptors. In: *Photochemistry of vision. Handbook of sensory physiology*, Vol. VII/1, pp.625-684, Berlin 1972
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Differentiation in the eye of a pulmonate snail, *Helix aspera*. *J. Ultrastruct. Res.* 18, 391-421, 1967a
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Vesicles and granules in the retina of a snail, *Helix aspera*. *Proc. Electron Microsc. Soc. Amer.*, 25th Annu. Meeting, 212-213, Chicago, Ill. 1967b
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Light induced ultrastructural changes in eyes of pulmonate snail, *Helix aspera*. *J. Ultrastruct. Res.* 21, 164, 1967c
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Functional significance of small vesicles in photoreceptor cells of a snail, *Helix aspera*. *J. Cell Biol.* 35, 36A, 1967d
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Light induced ultrastructural changes in eyes of a pulmonate snail, *Helix aspera*. *J. Ultrastruct. Res.* 21, 164, 1968
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Osmic staining of amphibian and gastropod photoreceptors. *J. Ultrastruct. Res.* 30, 619-641, 1970
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Ultrastructural effects of darkadaption on eyes of a snail, *Helix aspera*. *J. exp. Zool.* 187, 127-133, 1974
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Retinal differences between light-tolerant and light-avoiding slugs (Mollusca, Pulmonata). *J. Ultrastruct. Res.* 53, 382-394, 1975a
 - - - and BRANDENBURGER, J.L.: Understanding a snail's eye at a snail's pace. *Amer. Zool.* 15, 851-863, 1975b

- - - and BRANDENBURGER, J.L.: Sensory microvilli and photic vesicles in the eye of the snail Helix aspera. Japanese Journal of Ophtalmology, The Structure of the Eye III, 203-213, 1976
- - - and WESTFALL, J.A.: Fine structure of photoreceptors in the hydromedusan, Polyorchis penicellatus. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) 48, 826-833, 1962
- - - and WESTFALL, J.A.: Fine structure of the eye of a Chaetognath. J. Cell Biol. 21, 115-132, 1964a
- - - and WESTFALL, J.A.: Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. Z. Zellforsch. 62, 310-332, 1964b
- - - et al.: Evidence for photosensory role of vesicles in the retina of a pulmonate snail. 8th Int. Con. Electron Microsc., Canberra 2, 370-371, 1974
- - - et al.: Evolutionary significance of fine structure of archiannelid eyes. Zoomorphol. 88, 1-18, 1977
- EGUCHI, E. and WATERMAN, T.H.: Changes in retinal fine structure induced in the crab Libinia by light and dark adaption. Z. Zellforsch. 79, 209-229, 1967
- EHLERS, B. und EHLERS, U.: Die Feinstruktur eines ciliären Lamellenkörpers bei Parotoplanina geminoducta Ax (Turbellaria, Proseriata). Zoomorphol. 87, 65-72, 1977
- ERMAK, T.H. and EAKIN, R.M.: Fine structure of the cerebral and pygidial ocelli in Chone ecaudata (Polychaeta: Sabellidae). J. Ultrastruct. Res. 54, 243-260, 1976
- ERNST, K.D.: Die Feinstruktur der Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers Necrophorus. Z. Zellforsch. 94, 72-102, 1969
- EVANS, F.G.: Analysis of the behaviour of Lepidochitona cinereus. J. anim. ecol. 20, 1-10, 1951
- FEDER, H.M.: The food of the starfish, Pisaster ochraceus, along the Californian coast. Ecology 40 (4), 721-724, 1959
- FISCHER, A. und BRÖCKELMANN, J.: Das Auge von Platynereis dumerilis (Polychaeta). Sein Feinbau im ontogenetischen und adaptiven Wandel. Z. Zellforsch. 71, 217-244, 1966
- FISCHER-PIETTE, E.: Polyplacophora, in: Traité de zoologie, Vol. 5, fasc. 2, Paris 1960
- FISCHER, F.P.: Die Rückensinnesorgane der Polyplacophoren. Staatsexamenszulassungsarbeit. München 1975

- - - : Photoreceptor cells in chiton aesthetes, Spixiana, im Druck, 1978
- - - und RENNER, M.: Die Feinstruktur der Astheten von Chiton olivaceus. Helgol. wiss. Meeresuntersuchungen, 31, 439-457, 1978
- - - and RENNER, M.: SEM - observations on the shell plates of three Polyplacophorans (Mollusca - Amphineura) Spixiana. Zur Publikation angenommen. 1978
- GILULA, N.B.: Junctions between cells. In: Cell communication, 1-29, New York 1974
- - - and SATIR, P.: Septate and gap junctions in molluscan gill epithelium. J. Cell. Biol. 51, 869-872, 1971
- GLYNN, P.W.: On the ecology of the Caribbean Chitons Acanthopleura granulata Gmelin and Chiton tuberculatus Linné: Density, mortality, feeding, reproduction, and growth. Smithsonian contrib. to zool. 66, 1-21, 1970
- GOLDSMITH, T.H.: Photoreception and vision, in: Comparative Animal Physiology (ed. C.L. PROSSER), pp. 577-632, Philadelphia 1973
- - - : Photoreceptor process: some problems and perspectives. J. exp. Zool. 194, 89-102, 1975
- GRAZIADEI, P.P.C. and TUCKER, D.: Vomeronasal receptors' ultrastructure. Fed. Proc. 27, 583, 1968
- HAAS, W.: Untersuchungen über die Mikro- und Ultrastruktur der Polyplacophorenschale. Biomin. 6, 1-52, 1972
- - - und KRIESTEN, K.: Studien über das Mantelepithel von Lepidochitona cinerea. Biomin. 7, 100-109, 1974
- - - und KRIESTEN, K.: Studien über das Perinotum - Epithel und die Bildung der Kalkstacheln von Lepidochitona cinerea. Biomin. 8, 92-107, 1975
- - - und KRIESTEN, K.: Die Ästheten mit intrapigmentärem Schalenauge von Chiton marmoratus L. (Mollusca, Placophora). Zoomorphol. 90, 253-268, 1978
- HERMANS, C.O. and EAKIN, R.M.: Fine structure of the cerebral ocelli of a sipunculid, Phascolosoma agassizii. Z. Zellforsch. 100, 325-339, 1969
- - - and EAKIN, R.M.: Sipunculan ocelli: Fine structure in Phascolosoma agassizii. Proceed. Internat. Sympos. Biol. Sipuncula and Echiura I, pp. 229-237, Kotor 1970
- - - and EAKIN, R.M.: Fine structure of the eyes of an alciopid polychaete, Vanadis tagensis (Annelida). Z. Morph. Tiere 79, 245-267, 1974

- HOFFMANN, H.: Amphineura und Scaphopoda. In: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, (ed. H.G. BRÖNN), Leipzig 1930
- HOME, E.M.: Centioles and associated structures in the retinula cells of insect eyes. *Tissue & Cell* 4, 227-234, 1972
- HYMAN, L.H.: The invertebrates, vol.6 Mollusca I, New York 1967
- KABUTA, H. et al.: The rhabdomeric microvilli of several arthropod compound eyes kept in darkness. *Z. Zellforsch.* 85, 78-88, 1968
- KATAOKA, in EAKIN, R.M. and BRANDENBURGER, J.L.: Sensory microvilli and photic vesicles in the eye of the snail Helix aspera. Japanese Journal of Ophthalmology, The Structure of the Eye III, p.211, 1976
- KERNEIS, A.: Etude comparée d'organes photorécepteurs de Sabellidae (Annelides Polychètes). *J. Ultrastruct. Res.* 53, 164-179, 1975
- VON KNORRE, H.: Die Schale und die Rückensinnesorgane von Trachydermon (Chiton) cinereus L. und die ceylonischen Chitonen der Sammlung Plate. Jena. *Z. Med. Naturw.* 61, 469-632, 1925
- KOLB, G.: Einschlüsse in den Retinazellen der Biene während der Adaptation. *J. comp. Physiol.* 91, 167-186, 1974
- - - und AUTRUM, H.: Die Feinstruktur im Auge der Biene bei Hell- und Dunkeladaptation. *J. comp. Physiol.* 77, 113-125, 1972
- KRASNE, F.B. and LAWRENCE, P.A.: Structure of the photo-receptors of Brachiomma vesiculosum. *J. Cell Sci.* 1, 239-248, 1966
- KÜMMEL, G.: Die Feinstruktur des Pigmentbecherocells bei Miracidien von Fasciola hepatica L. *Zool. Beitr.* 5, 345-354, 1960
- LAWRENCE, P.A. and KRASNE, F.B.: Annelid ciliary photo-receptors. *Science* 148, 965-966, 1965
- LOEWENSTEIN, W.R. et al.: Intercellular communication. Renal, urinary bladder, sensory, and salivary gland cells. *Science* 149, 295-298, 1965
- LYONS, K.M.: Sense organs in monogeneans. *J. Linn. Soc. Suppl.* 1, 51, 181-199, 1972
- MARSHALL, W.: Note sur l'histoire naturelle de chitons. *Arch. Néerland. sci. exactes et nat.* 4, 328-341, pl.5, 1869

- McREYNOLDS, J.S. and GORMAN, A.L.F.: Photoreceptor potentials of opposite polarity in eye of scallop Pecten irradians. J. Gen. Physiol. 56, 376-391, 1976
- MILLER, W.H.: Derivatives of cilia in the distal sense cells of the retina of Pecten. J. biophys. biochem. Cytol. 4, 227-228, 1958
- - - : Visual photoreceptor structures. In: The cell (ed. J. BRACHET and A.E. MIRSKY), part IV, p. 325-364, London 1960
- MILLONIG, G.: Advantages of a phosphate buffer for OsO₄ solutions in fixation. J. appl. Phys. 32, 1637, ⁴ 1961
- MOSELEY, H.N.: On the presence of eyes and other sense organs in the shells of the Chitonidae. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 5, 14, 141-147, 1884
- - - : On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae, and on the structure of these organs. Quart. J. Micr. Sci. 25, 37-60, 1885
- NOWIKOFF, M.: Über die Rückensinnesorgane der Placophoren nebst einigen Bemerkungen über die Schale derselben. Z. wiss. Zool. 88, 154-186, 1907
- - - : Über die intrapigmentären Augen der Placophoren. Z. wiss. Zool. 93, 668-680, 1909
- OMELICH, P.: The behavioural robe and the structure of the aesthetes of chitons. Veliger 10, 77-82, 1967
- PLATE, L.H.: Die Anatomie und die Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb., (Suppl.) 4, 1-243, 1898 und (Suppl.) 5, 15-216, 1902
- REVEL, J.P. et al.: Identification of glycogen in electron micrographs of thin tissue sections. J. biophys. biochem. Cytol. 8, 575-589, 1960
- REYNOLDS, F.S.: The use of leadcitrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17, 208-212, 1963
- RICHARDSON, K.C. et al.: Embedding in exsposy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. Stain Technol. 35, 313-323, 1960
- RISBEC, J.: Les Amphineures. J. soc. océanistes 2, 129, 1946
- RÖHLICH, P. und TÖRÖK, J.L.: Die Feinstruktur des Auges der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Z. Zellforsch. 60, 348-368, 1963

- - - et al.: Fine structure of photoreceptor cells in the earthworm, Lumbricus terrestris. Z. Zellforsch. 104, 345-357, 1970
- SEIBT, U.: Der Einfluß der Temperatur auf die Dunkeladaptation von Apis mellifica. Z. vgl. Physiol. 57, 77-102, 1967
- SHORT, R.B. and GAGNÉ, H.T.: Fine structure of a possible photoreceptor in cercariae of Schistosoma mansoni. J. Parasit. 61, 69-74, 1975
- SMITH, R.E. and FARQUHAR, M.G.: Lysosome functions in the regulation of the secretory process in cells of the anterior pituitary gland. J. Cell Biol. 31, 319-346, 1966
- STEWART, A.M.: Ultrastructure of eyes in three freshwater triclad flatworms. Am. Zool. 6, 615-616, 1966
- STOLL, C.J.: Observations on the ultrastructure of the eye of the basommatophoran snail Lymnea stagnalis. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C. 76, 414-424, 1973
- STORCH, V. und WELSCH, U.: Über die Feinstruktur der Polychaetenepidermis (Annelida). Z. Morph. Tiere 66, 310-322, 1970
- - - and WELSCH, U.: The ultrastructure of the epidermal mucous cells in marine invertebrates (Nemertini, Polychaeta, Prosobranchia, Opisthobranchia). Mar. Biol. 13, 167-175, 1972
- - - and WELSCH, U.: Septate junctions in the cephalic epidermis of Turbellarians (Bipalium). Cell Tiss. Res. 184, 423-425, 1977
- STRAEHELIN, L.A.: Structure and function of intercellular junctions. Int. Rev. Cytol. 39, 191-283, 1974
- THERMIER, H.: Polyplacophoren. In: Die wirbellosen Tiere (ed. SMITH et al.). 1971
- THIELE, J.: Handwörterbuch der Naturwissenschaften 6, Loricata, 1932
- THURN, U.: The generation of receptor potentials in epithelial receptors. Olfaction & Taste IV, p.95-102, 1971
- VANFLETEREN, J.R. and COOMANS, A.: Photoreceptor evolution and phylogeny. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 14, 157-169, 1976
- WACHMANN, E.: Multivesikuläre und andere Einschlusskörper in den Retinulazellen der Sumpfgrippe Pteronemobius heydeni (Fischer). Z. Zellforsch. 99, 263-276, 1969

- WADA, S. und SCHNEIDER, G.: Circadianer Rhythmus der Pupillenweite im Ommatidium von Tenebrio molitor. Z. vgl. Physiol. 58, 395-397, 1968
- WILSON, R.A.: Fine structure of the nervous system and specialized nerve endings in the miracidium of Fasciola hepatica. Parasitology 60, 399-410, 1970
- YAMAMOTO, T. et al.: Fine structure of the octopus retina. J. Cell Biol. 25, 345-359, 1965
- YAMAMOTO, M. and YOSHIDA, M.: Fine structure of the ocelli of a synaptic holothurian, Opheodesoma spectabilis, and the effects of light and darkness. Zoomorph. 90, 1-17, 1978
- YANASE, T. and SAKAMOTO, S.: Fine structure of the visual cells of the dorsal eye in molluscan, Onchidium verruculatum. Zool. Mag. 74, 238-242, 1965
- ZEISKE, E. et al.: Ultrastructural studies on the epithelia of the olfactory organ of Cyprinodonts, Cell Tiss. Res. 172, 245-267, 1976

DANKSAGUNG

Am Ende dieser Arbeit möchte ich Herrn Prof. Dr. M. Renner für die Anteilnahme und die Beratung während der Untersuchungen sehr herzlich danken.

Mein Dank gilt auch Frau Dr. G. Kolb und Herrn Prof. Dr. W. Haas für anregende Diskussionen.

Herr Prof. Dr. R. Wetzstein, Anatomische Anstalt der Universität München, war so freundlich, mir die Benützung des Rasterelektronenmikroskops zu ermöglichen. Herrn Ch. Grosse bin ich für photographische Arbeiten sehr dankbar.

Außerdem bin ich Frau E. Bauchhenß und Frä. H. Tscharncke für die Einführung in die elektronenmikroskopische Technik zu Dank verpflichtet.

Last not least danke ich der Studienstiftung des deutschen Volkes, die meine Untersuchungen durch ein Promotionsstipendium unterstützte.

LEBENS LAUF

- 1950 Geboren in München am 12. August
- 1956 - 1961 Volksschule in München
- 1961 - 1970 Humanistisches Gymnasium in München, Landshut
und Freising
- 1970 Studienbeginn in den Fächern Biologie und Chemie
an der Ludwig - Maximilians Universität
- 1973 Diplomvorprüfung
- 1973 - 1974 Studium an der Universität von Edinburgh/Schott-
land
- 1976 Staatsexamen für das höhere Lehramt (Biologie
Chemie) und Diplomhauptprüfung an der Ludwig-
Maximilians - Universität München
- 1976 Beginn der Dissertationsarbeit bei Prof. Dr.
M. Renner

